

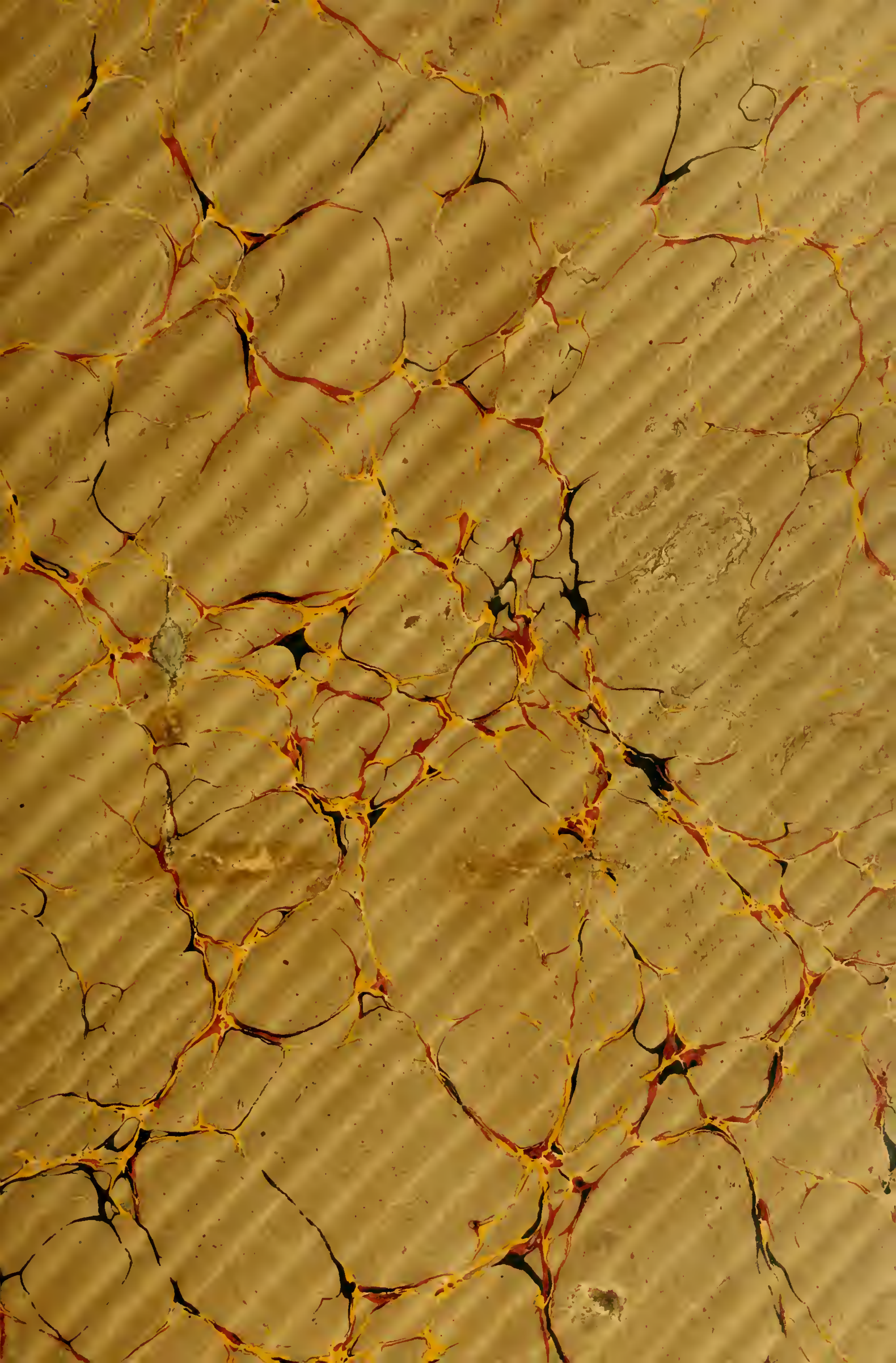


GLENDOWER EVANS

BORN MARCH 23 1856

DIED MARCH 28 1886

Let knowledge grow from more to more,
But more of reverence in us dwell;
That mind and soul, according well,
May make one music as before,
But vaster.



GLENDOWER EVANS

BORN MARCH 23 1856

DIED MARCH 28 1886

Let knowledge grow from more to more,
But more of reverence in us dwell;
That mind and soul, according well,
May make one music as before,
But vaster.

LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE

CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE, G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE,
ET J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN,

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME I

ÉTUDES SUR LES ARTHROPODES

I. Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes,
par G. GILSON.

II. La cytodiérèse chez les arthropodes,
par J. B. CARNOY.

LIERRE
JOSEPH VAN IN & Cie,
IMPRIMEURS-ÉDITEURS.

GAND
J. ENGELKE, LIBRAIRE,
rue de l'Université, 24.

1948

AU LECTEUR

Les Recueils périodiques affectés aux sciences biologiques sont nombreux, mais aucun d'eux ne s'occupe *ex professo* de la cellule.

Sans doute, la plupart des multiples travaux qu'ils renferment parlent de l'élément organique ; on y rencontre même ça et là des études approfondies, soit sur un genre de cellules, soit sur un point spécial de la biologie cellulaire : la cytodiérèse et la fécondation, par exemple. Cependant, il faut bien l'avouer, à côté de ces mémoires, il en existe une foule d'autres qui n'ont que des rapports très éloignés avec notre sujet ou qui lui sont même étrangers, en ce sens du moins que le côté cellulaire est laissé dans l'ombre ou négligé tout à fait.

On voudrait quelque chose de plus homogène; la science y trouverait peut-être son profit. Dans ce temps où tous les savants éprouvent la nécessité de spécialiser leurs recherches pour pouvoir les approfondir, il serait désirable, semble-t-il, de posséder des Revues dont le cadre serait à la fois plus restreint et mieux approprié à des études particulières. C'est là ce qui nous a engagé à tenter la mise au jour d'un **Recueil de Cytologie générale.**

Pour répondre à notre pensée ce recueil doit comprendre trois parties :

1° Des *Travaux originaux* ayant pour but d'élucider toutes les questions qui se rattachent à la cytologie proprement dite : la morphologie, l'anatomie, la physiologie et la biochimie de la cellule, soit animale, soit végétale. C'est assez dire, qu'à l'occasion, ces travaux auront aussi pour objet divers points de l'histologie générale, spécialement l'histogénèse ou la différentiation tissulaire dont la connaissance est si indispensable à l'intelligence de l'élément adulte ; ainsi que les questions plus restreintes de l'anatomie pathologique qui peuvent jeter la lumière sur l'histoire générale de la cellule.

2° Une *Revue critique* des travaux scientifiques publiés dans le courant de l'année, écrite *au point de vue cytologique exclusivement.*

3° Des *Articles historiques et bibliographiques* ; nous espérons ainsi rassembler et faire connaitre par une analyse succincte les travaux originaux de nos devanciers.

Tel sera notre programme.

Nous nous efforcerons de le réaliser dans la mesure de nos moyens ; mais nous comptons moins sur nos ressources personnelles que sur le concours bienveillant de nos élèves et des savants.

Notre tentative ne peut manquer d'intéresser un grand nombre de publicistes, et c'est avec confiance que nous faisons appel à tous nos collègues, amis des études cytologiques. Nous accueillerons avec reconnaissance tous les travaux originaux sérieux, et nous leur donnerons volontiers l'hospitalité dans nos modestes colonnes.

Nous prions surtout les savants qui auraient fait des études historiques et bibliographiques particulières, rentrant dans notre cadre, de vouloir bien nous communiquer les résultats détaillés de leurs consciencieuses recherches. Ces résultats seront d'autant plus précieux pour nous qu'il est peu d'hommes qui aient le goût et le loisir de fouiller les archives du passé, ou qui soient à même de le faire avec fruit. Les innombrables travaux publiés sur la cellule sont éparpillés dans une foule de publications disparates, écrites en toute langue. Aussi, le savant qui aborde un travail particulier éprouve-t-il les difficultés les plus sérieuses pour se mettre au courant de ce qui a été publié sur le sujet, et, le plus souvent, il perd un temps précieux en recherches inutiles que lui aurait épargnées un aperçu bibliographique bien fait, fût-il d'ailleurs incomplet.

Nous espérons aussi que nos confrères voudront bien, dans l'intérêt de la science, nous faire parvenir un exemplaire de leurs publications, afin que nous puissions en donner l'analyse dans notre *Compte-rendu* annuel.

Les savants qui nous feront l'honneur de nous communiquer un travail original en recevront cinquante exemplaires à titre gratuit.

Les manuscrits non imprimés seront rendus à leur auteur.

Chaque volume du recueil « **La Cellule** » comprendra de 400 à 500 pages. A partir de 1885, les volumes seront publiés en deux ou trois fascicules, suivant nos convenances.

On n'accepte pas d'abonnement. Chaque volume, ou chaque fascicule se paie à son apparition. Le prix en est fixé d'après le nombre de pages et de planches qu'il contient.

Les demandes d'*exemplaires* doivent être faites à M. Engelcke, éditeur, rue de l'Université, 24, à Gand.

On est prié d'adresser tout ce qui concerne la *rédaction*, les demandes de renseignements, etc., à M. A. Meunier, Docteur en sciences naturelles, collège Juste-Lipse, à Louvain.

J. B. CARNOY.

Louvain, 1 *novembre* 1884.

I

ÉTUDE COMPARÉE

DE LA

SPERMATOGÉNÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

PAR

G. GILSON

PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(Mémoire *déposé le* 1 *novembre* 1884)

.... Facies non omnibus una,
Nec diversa tamen : qualem decet esse sororum.
Ov., Met., Liv. II, ỷ. 13.

A QUI DÉDIERAI-JE CES PREMIÈRES PAGES
SI CE N'EST AU SAVANT MAÎTRE
QUI A DIRIGÉ MES PREMIERS PAS DANS LES VOIES ARDUES DE LA SCIENCE
AVEC UN DÉVOUEMENT AUSSI GÉNÉREUX QU'ÉCLAIRÉ ?

A

Monsieur le Chanoine J. B. CARNOY

PROFESSEUR DE CYTOLOGIE ET DE BOTANIQUE
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

SON ÉLÈVE DÉVOUÉ ET RECONNAISSANT
G. GILSON

INTRODUCTION

I. DIVISION ADOPTÉE DANS CE TRAVAIL

L'étude comparée des phénomènes multiples dont les cellules testiculaires sont le siège conduit l'observateur à y établir trois étapes, correspondant à autant de périodes dans leur développement. Ces étapes sont les suivantes :

La première comprend l'évolution des cellules-mères.

Elle ne comporte guère que des phénomènes de multiplication cellulaire dont la série, plus ou moins longue, aboutit à une dernière génération de cellules, les cellules spermatiques, qui se transforment directement en spermatozoïdes.

La seconde correspond à la formation du spermatozoïde.

Elle est caractérisée par des phénomènes de différentiation interne, ayant pour siège le protoplasme et le noyau de la cellule spermatique.

Enfin la troisième étape comprend des phénomènes spéciaux qui intéressent les spermatozoïdes achevés.

Ils sont d'espèces diverses et se rapportent, soit à la mise en liberté des spermatozoïdes, soit à leur réunion en spermatophores.

Nous étudierons séparément chacune de ces trois étapes. En adoptant cette division, tant dans l'exposé de nos observations que dans nos conclusions, nous avons pour but d'introduire l'ordre dans notre travail. Nous espérons éviter ainsi au lecteur ces pertes de temps qu'on ne subit que trop souvent en dépouillant la littérature en général, et, si nous osons l'ajouter, celle de la spermatogénèse en particulier. Il nous a paru utile d'adopter la même marche dans l'aperçu historique que nous allons tracer des principales observations qui ont été faites au sujet de la spermatogénèse chez les arthropodes (1).

---

(1) Nous renvoyons à une publication ultérieure l'exposé de nos observations sur les crustacés, *à part les édriophthalmes*, ainsi que la revue des travaux qui les concernent.

II. HISTORIQUE DE LA SPERMATOGÉNÈSE EN GÉNÉRAL.

Mais avant d'aborder ce sujet nous devons au lecteur quelques mots sur l'histoire de la spermatogénèse en général. Nous ne pouvons nous en dispenser, sous peine de ne pas être compris et de nous exposer à des redites et à des explications continuelles de termes et de choses : l'histoire de la spermatogénèse des arthropodes est tellement liée avec celles des autres groupes qu'il est impossible de l'en séparer tout à fait. Nous nous arrêterons du reste à SCHWEIGGER-SEIDEL, après avoir acquis les notions suffisantes pour nous guider dans l'appréciation des travaux qui font l'objet de notre étude.

Depuis leur découverte, faite en 1677 par LOUIS HAM, les spermatozoïdes n'ont cessé d'être soumis aux observations des naturalistes.

La première description en fut donnée la même année par LEEUWENHOEK(1) auquel LOUIS HAM, simple étudiant, avait fait part de sa découverte.

Ce savant porta ses recherches sur les spermatozoïdes de divers animaux(2); il découvrit ceux des mammifères, des oiseaux, des poissons, des mollusques, et même ceux des insectes (*libellules*).

HARTSOEKER le suivit de près (3); et bientôt les publications sur ces étonnants « *animalcules* » comme on les appelait alors, devinrent fort nombreuses. On peut trouver dans SCHURIG (4) la liste des auteurs qui ont suivi LEEUWENHOEK.

On ne connut pas dès le début leur véritable nature : beaucoup d'observateurs les regardèrent avec LEEUWENHOEK comme constituant, en tout ou en partie, l'embryon animal dans son état le plus rudimentaire, ou bien avec BUFFON, comme des molécules vivantes jouant un rôle dans la fécondation.

Toutefois la plupart des naturalistes, à la suite de HILL (5), les considérèrent comme des animaux voisins des infusoires ou des cercaires.

L'idée de leur individualité spécifique perdit beaucoup de terrain à la suite des expériences, d'ailleurs très concluantes, de PRÉVOST et DUMAS sur

---

(1) LEEUWENHOEK. *Observatio de natis e semine genitali animalculis.* Philosophical transactions, nos 112, 1677, t. XII, p. 1040.

(2) Antonii LEEUWENHOEK, *Reg. soc. anglic. soc. arcana naturæ detecta. Edit. novissima, auctior et correctior.* Lugd. Batav. 1822.

(3) HARTSOEKER. *Extrait d'une lettre sur la manière de faire les nouveaux microscopes.* Journal des savants, 1678, p. 355.

(4) SCHURIG. *Spermatologia,* 1720.

(5) HILL. *History of animals,* 1752.

la fécondation (1). Néanmoins elle ne fut généralement abandonnée qu'après les travaux de PRÉVOST (2), de KÖLLIKER (3), de NEWPORT (4), de QUATREFAGES (5), etc.

Pendant longtemps on ne s'occupa des spermatozoïdes qu'au point de vue de leur forme, de leur nature, du rôle qu'ils jouent dans la fécondation ou des modifications qu'ils subissent sous l'influence des agents physiques et chimiques, etc.

De leur genèse il ne fut question, ni dans les publications des observateurs, ni dans les longues discussions théoriques auxquelles la science ne fut que trop souvent livrée. D'ailleurs, à cette époque, l'histologie n'existait pas plus que la technique microscopique. Il faut arriver jusqu'en 1836 pour rencontrer les premières indications sur le mode de formation des spermatozoïdes.

C'est en effet dans le courant de cette année que VON SIEBOLD et WAGNER publièrent leurs observations (6).

VON SIEBOLD (7) décrivit chez les coléoptères, les lépidoptères, etc., ainsi que chez les isopodes (*Porcellio scaber*), les faisceaux de spermatozoïdes, en appelant le premier l'attention sur la mince membrane anhyste qui entoure ces faisceaux chez les insectes. Quant au mode de formation des faisceaux à l'intérieur de cette membrane, il dit expressément qu'il ne l'a pas observé. Ajoutons qu'il a mentionné aussi la présence de cellules, grandes et petites, entre les faisceaux spermatiques des isopodes, mais il n'a pas reconnu leur signification. Ses observations étaient donc encore bien insuffisantes.

La même année, R. WAGNER (8) publia des données beaucoup plus complètes et plus précises sur le développement des éléments spermatiques chez les oiseaux.

Après avoir observé que les spermatozoïdes se forment en faisceau dans de grandes cellules, il signale la relation génétique de ces dernières avec les divers éléments cellulaires du testicule, qu'il décrit et figure Taf. IX,

(1) PRÉVOST et DUMAS. Ann. des sc. nat., tom. I et II, 1824.

(2) PRÉVOST. *Recherches sur les animalcules spermatiques.* Comptes rendus de l'Ac. de sc., 1840, t. 81.

(3) KÖLLIKER. *Beitrage zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und des Samenflussigkeit wirbelloser Thiere.* Berlin, 1841.

(4) NEWPORT. *On the impregnation of the ovum in the amphibia.* Philos. trans., 1850.

(5) QUATREFAGES. *Expériences sur la fécondation artificielle des œufs d'Hermelle et de Taret.* Ann. des sc. nat., 5e série, 1850, t. XIII.

(6) Notons cependant, que PELTIER avait déja fait, en 1835, des observations analogues sur la grenouille; mais il se contenta d'abord d'en présenter la relation à la Société des sciences naturelles dans une communication verbale. Il ne les publia que plus tard : Institut, 1838, et Comptes rendus, 1840.

(7) VON SIEBOLD. Muller's Archiv, 1836, p. 30.

(8) Rud. WAGNER. Muller's Archiv, 1836, p. 225.

a, b, c, d et f. Ces figures représentent assez bien les diverses étapes qui relient la cellule-mère à celle qui organise le faisceau de spermatozoïdes, c'est-à-dire à l'élément qui fut appelé beaucoup plus tard *spermatoblaste* par von Ebner (1) et *spermatocyste* ou *spermatogemme* par de la Valette St-George (2). Cependant le mode de formation précis du spermatozoïde demeurait toujours entouré d'obscurité.

Peu à peu la lumière se fit.

Dans un premier travail, publié en 1841, Kölliker (3) admet plusieurs modes de formation.

Tantôt les spermatozoïdes prennent naissance aux dépens (*aus*) d'une cellule-mère qui s'étire en un filament; tantôt ils s'élaborent dans l'intérieur d'une cellule (*in*) par la transformation de son contenu, soit en un seul spermatozoïde, soit en un faisceau de filaments spermatiques. C'est dans ce travail que Kölliker, répudiant comme expression impropre le terme d'animalcules, proposa de donner aux éléments essentiels du sperme le nom de *filaments spermatiques*, (Samenfäden).

Ce terme est encore assez usité en Allemagne ; mais la désignation de *spermatozoïdes*, proposée par Duvernoy (4) et qui en réalité s'applique mieux aux formes si diverses que peuvent affecter les éléments spermatiques, l'a néanmoins assez généralement remplacé aujourd'hui dans le langage scientifique.

En 1841 Kölliker ne parle pas du rôle du noyau dans la formation des spermatozoïdes. Mais en 1846 (5) il soutient que le spermatozoïde tout entier se forme à l'intérieur d'un noyau, par une sorte de cristallisation ou de concrétion de son contenu en un corps spiralé : telle serait, d'après lui, la *loi générale de la spermatogénèse*.

Cette loi, attaquée aussitôt par Reichert (6) ne tarda pas à être modifiée.

En 1854 Henle (7) montra le premier que le protoplasme de la cellule prend part, aussi bien que le noyau, à la formation du spermatozoïde.

Malgré les observations de Henle, Kölliker, en 1856 (8), maintient

(1) Von Ebner. *Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen, und die Entwickelung der Spermatozoën, bei d. Saügethiere und bei Menschen.* Leipzig. 1871.

(2) Voir de la Valette. Archiv f. mik. Anatomie, 1878, tome XV, p. 308 (*conclusions*).

(3) Kölliker. *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse, und der Samenflüssigkeit wirbelloser thiere.* Berlin. 1841.

(4) Duvernoy : *Note sur la génération des mammifères*; Comp. rend., 1843, p. 142.

(5) Kölliker. *Die Bildung*, etc. Denkschriften der schweitz. Gesellsch. für die gesamm. Naturwissensch., t. VIII. 1846.

(6) Reichert. *Bericht üb. die Leistungen*, etc.; Muller's Archiv, 1847, p. 17.

(7) Henle. *Handbuch der Anatomie des Menschen.* B. IX, Lef. II, p. 356.

(8) Kölliker. *Physiologische Studien über die Samenflussigkkeit.* Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. III. p. 261.

son opinion, en la modifiant toutefois : ce n'est plus seulement le contenu du noyau mais le noyau tout entier qui concourt à la formation du spermatozoïde. En effet, le noyau s'étire à l'un de ses pôles en un filament qui, d'abord plongé dans le protoplasme, devient libre ensuite par la disparition de la paroi cellulaire. Mais l'idée de HENLE devait prévaloir dans la science, grâce aux travaux qui surgirent bientôt.

L'un des premiers en date, et le plus important de tous peut-être, est celui que SCHWEIGGER-SEIDEL publia en 1865 (1).

Dans ce travail remarquable SCHWEIGGER-SEIDEL devance son époque ; car il y définit avec plus de justesse et de précision, non seulement que ses devanciers mais même que beaucoup de ses successeurs, la valeur morphologique des éléments spermatiques. Pour lui en effet les spermatozoïdes ne sont pas de simples productions nucléaires, comme le voulait KÖLLIKER; ils représentent au contraire une *cellule tout entière*, assimilable à une cellule vibratile ne portant qu'un cil.

En analysant minutieusement cette cellule singulière, il y découvre trois parties principales : la *tête*, la *partie moyenne* (Mittelstück), la *queue*; et une partie accessoire, *appendice* de forme variée (Kopfkappe), coiffant l'extrémité de la tête. Or l'application attentive des réactifs les plus divers : acides acétique et chlorhydrique, potasse, glycérine aqueuse, carmins (2), lui décèle la nature de ces divers éléments : la tête représente le *noyau* de la cellule spermatique ; la partie moyenne, le filament caudal et la coiffe ensemble, le *protoplasme* de cette même cellule. Ainsi le « Mittelstück » est une modification du protoplasme comme la queue elle-même, seulement il dérive d'une portion plus volumineuse, située à la base du noyau. Quant à la coiffe, son origine est la même : elle n'est donc pas, comme le pensait KÖLLIKER, un simple reste de la membrane ou de la portion périphérique de la cellule-mère. Enfin il fait observer que cet appendice peut faire défaut, et qu'il tombe facilement, sans entraver toutefois les mouvements du spermatozoïde et sans lui causer le moindre dommage : il ne constitue donc qu'un élément accessoire du spermatozoïde. Toutes ces observations de SCHWEIGGER-SEIDEL sont d'une exactitude frappante. On a ajouté peu de

(1) SCHWEIGGER-SEIDEL. Archiv f. mik. Anat., 1865, p. 309, Pl. XIX.

(2) L'application de la potasse lui fait découvrir que ce réactif enlève de la tête (c'est-à-dire du noyau) la partie qui se colore par le carmin, en laissant en place une portion granuleuse et la membrane périphérique. Sous l'influence de la glycérine diluée, ou de l'acide acétique, la partie moyenne et la coiffe reprennent, pour ainsi dire, l'aspect du protoplasme ordinaire. Chose plus remarquable encore, il a observé que la tête du spermatozoïde se colore plus facilement et plus fortement après qu'elle a été gonflée par l'eau ou les réactifs. SCHWEIGGER-SEIDEL avait donc constaté les principales propriétés de la nucléine avant que MIESCHER ne découvrit cette substance (en 1871).

chose à son travail en ce qui concerne les caractères morphologiques et la constitution anatomique des spermatozoïdes (1).

III. HISTORIQUE DE LA SPERMATOGÉNÈSE DES ARTHROPODES.

Nous pouvons maintenant entreprendre avec fruit l'analyse des travaux qui ont été publiés sur la spermatogénèse des arthropodes.

Ainsi que nous l'avons annoncé, nous grouperons les observations des auteurs suivant les rapports qu'elles présentent avec chacune des trois étapes que nous avons marquées, au début de cette introduction, dans le développement des spermatozoïdes.

Depuis 1677, époque à laquelle Leeuwenhoek découvrit les premiers spermatozoïdes des arthropodes dans les *libellules*, jusqu'en 1836, la science, nous le savons, est restée muette sur le développement de l'élément fécondateur. Rappelons-nous aussi que les observations de von Siebold concernant les faisceaux spermatiques des insectes, publiées à cette dernière date, ne portaient encore que sur la dernière étape de ce développement. Il fallait aller plus loin.

Première étape : Évolution des cellules-mères.

En 1845, von Siebold lui-même nous fit connaître, dans son beau mémoire sur les spermatozoïdes des locustiens (2), les cellules-mères des faisceaux spermatiques. Il les décrit et les représente (fig. 2) dans un cul-de-sac du testicule du *Decticus verrucivorus*. Ces cellules sont volumineuses et leurs dimensions augmentent du sommet à la base du cœcum. Elles sont remplies de cellules-filles dont le nombre augmente rapidement. Ces dernières ont un ou plusieurs noyaux (fig. 3) : finalement elles donnent naissance aux spermatozoïdes.

Les cellules-mères observées par von Siebold sont celles de la dernière génération. La plus jeune de celles qu'il représente renferme déjà plusieurs cellules-filles; il n'a donc point vu comment celles-ci y prennent naissance.

En 1842, Stein (3) décrivit les spermatozoïdes des myriapodes, et émit en même temps une théorie particulière de la fécondation.

---

(1) Voir pour leur constitution chimique : Zacharias, Botan. Zeitung, 1881, pp. 827 et 846 — et J. B. Carnoy, *Biologie cellulaire*, p. 225.

(2) C. Th. von Siebold. *Ueber die Spermatozoïden der Locustinen*. Nov. Act. Ac. C. L. C. nat. curios., t. XXI, p. 250, pl. XIV, 1845.

(3) Stein. *Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden*. Archives de Müller, 1842, p. 238.

Il trouva dans le testicule des *Lithobius* deux espèces d'éléments spermatiques : de grandes cellules munies d'un noyau et d'un nucléole, et de longs filaments.

Il admet que les noyaux naissent les premiers dans le stroma granuleux du testicule par voie autogène. C'est aussi dans ce stroma que s'organise le protoplasme qui vient entourer ces noyaux. Quant aux filaments, STEIN pense qu'ils dérivent également des granules du stroma, mais il ne peut décider s'ils se forment par l'allongement d'un seul granule ou par la fusion d'une série de granules placés bout à bout.

L'examen du contenu de l'ovaire lui montre le même stroma granuleux avec les mêmes filaments, et des cellules ovulaires semblables aux cellules testiculaires. De plus il trouve dans les vésicules copulatives des femelles les filaments et les cellules qu'il avait observés chez le mâle.

De là il conclut que le stroma de l'ovaire aussi bien que celui du testicule, donne naissance à des cellules et à des filaments, et que la fécondation consiste dans le contact d'une cellule testiculaire avec une cellule ovulaire ; les grandes cellules du testicule sont donc des spermatozoïdes. Quant aux filaments, il ne leur attribue qu'un rôle mécanique; ils servent probablement à assurer le contact du spermatozoïde avec l'œuf.

STEIN est porté à généraliser cette théorie de la fécondation.

En 1847 (1) à la suite de nouvelles observations ses idées changent. Il pense alors que ce sont les filaments qui constituent les spermatozoïdes, et que ces filaments se forment chez le mâle seulement.

MEYER (2), dans son travail bien connu sur les organes génitaux des lépidoptères, admet que les cellules-mères primitives ont pour origine les noyaux libres qu'il a trouvés nageant dans le plasma du testicule. Il pense que ces noyaux s'entourent de protoplasme et constituent les premières cellules testiculaires. Ces cellules sont uninucléées. Cette opinion n'est plus admissible aujourd'hui, pas plus que celle de STEIN, mais elle n'avait rien de contraire aux idées de cette époque où florissait la théorie de SCHLEIDEN sur la genèse des cellules. Il a vu ces cellules devenir multinucléées et il est porté à croire que tous leurs noyaux naissent par division du noyau primitif. Après cela, chacun de ces noyaux s'entoure de protoplasme, et la cellule-mère se trouve contenir autant de cellules-filles qu'elle possédait de noyaux. Il a vu encore que les cellules-filles ainsi formées se rangent à la périphérie de la cellule-mère pour constituer une vésicule creuse, remplie d'un liquide. Chacune des cellules qui constituent la paroi de cette vésicule est pour lui

(1) STEIN. *Vergleichende Anatomie der Insekten*, 1847, p. 108.
(2) MEYER. Zeit. f. wissen. Zool., B. I, 1849.

une cellule spermatique et deviendra un spermatozoïde. Meyer ne décrit pas la formation des spermatozoïdes.

Abstraction faite de son erreur sur l'origine des premières cellules-mères, Meyer a bien compris les phénomènes de la première étape. Chose rare pour son temps, il a bien interprété les phénomènes de la formation endogène. Nous verrons plus loin ce que ces observations présentent de lacunes.

D'après Wagner et Leuckart (1) les cellules-mères chez les insectes donnent naissance par voie endogène aux cellules spermatiques qui se transforment en spermatozoïdes. Ils signalent les mêmes phénomènes chez les aranéides (*Epeira*).

Les descriptions qu'ils donnent dans l'Encyclopédie de Todd sont assez peu détaillées.

Zenker(2) dans son travail sur l'*Asellus aquaticus*, considère comme cellules-mères des spermatozoïdes de petites cellules qui remplissent la partie supérieure des cœcums testiculaires de cet animal. Ces cellules-mères grossissent, puis donnent naissance à un certain nombre de spermatozoïdes sans se diviser.

Weismann(3) a, comme Meyer, observé que les cellules-mères donnent naissance, par voie endogène, à des cellules-filles. Celles-ci deviennent ensuite multinucléées, et c'est dans ces cellules multinucléées que se forment les spermatozoïdes : chacune d'elles devient un faisceau. En ce dernier point il se sépare donc de Meyer.

Notons que Weismann signale l'existence d'une membrane anhyste autour des colonies de cellules-filles.

Landois (4) a vu chez la larve de *Vanessa urticæ*, des colonies de cellules enveloppées dans une membrane commune et qu'il appelle *Hodenzellen*. Il donne le nom de *Hodenkugeln* aux colonies elles-mêmes dont il n'a pas d'ailleurs recherché le mode de formation.

D'après lui, les *Hodenzellen* sont d'abord dépourvues de noyau, mais elles en acquièrent un plus tard par voie endogène. Dans chacune d'elles, il apparaît, dit-il, de nombreuses cellules-filles, et celles-ci se transforment en spermatozoïdes. Quant au mode de formation de ces nouvelles cellules, il n'en parle pas.

En résumé, il a observé, sans les interpréter, les diverses phases de la multiplication des cellules-mères par voie endogène.

(1) Zenker. *Ueber Asellus aquaticus.* Archiv für Naturgeschichte. 1852.

(2) Wagner et Leuckart. Todd's Cyclopedia of Anatomy. London. 1852. Art. *Semen.*

(3) Weismann. Zeits. f. Wissen. Zool., 1864.

(4) Landois. Archiv f. mikr. Anat., 1866.

Aussi bien que Meyer et Weismann, Bessels (1) a trouvé que les cellules-mères des spermatozoïdes se multiplient par voie endogène. Mais il a constaté un fait qui avait échappé à Meyer, à savoir : la succession d'au moins deux générations endogènes.

De la Valette St-George(2) rend compte, en 1867, à la fin de sa deuxième publication, de quelques observations sur les insectes.

Chez le ténébrion il a vu :

1° Des cystes de grandeur diverse et limités par une membrane pourvue de noyaux. L'action des réactifs lui a permis de constater que cette membrane est formée de cellules rangées les unes à côté des autres, à la façon d'un épithélium. A l'intérieur de cette capsule on trouve des cellules contenant un noyau strié. Ces cellules dans leurs stades les plus jeunes paraissent être en division active. Ainsi pour de la Valette, les cystes (nos colonies) possèdent une membrane *formée de cellules*, et les cellules centrales des cystes sont seules des éléments spermatiques.

2° Des cellules multinucléées dont certains noyaux présentent des modifications particulières.

3° Enfin, certains cystes dont les cellules possèdent à côté de leur noyau, un corps brillant, et qui constituent les cellules spermatiques.

Il ne rend pas compte explicitement des rapports qui existeraient entre ces trois sortes d'éléments.

En 1874(3) il soutient encore l'existence d'une membrane multicellulaire à l'entour des cystes, et constate que Balbiani l'admet aussi ; seulement Balbiani a tort de la regarder comme formée par des expansions transversales de l'épithélium, qui seraient venu diviser le tube testiculaire en autant de compartiments qu'on y voit de cystes ; cette membrane dérive plutôt de la fusion des cellules périphériques des cystes. C'est sans raison, d'après lui, que Butschli nie l'existence de cette membrane ; il signale le *Tenebrio*, le *Sphinx porcellus*, le *Melolontha* et la *Ranatra linearis* comme étant des objets favorables à son étude. Chez le dernier de ces insectes il trouve la membrane encore existante autour des faisceaux de spermatozoïdes déjà très développés. Von Siebold, Meyer, Bessels, Weismann avaient, dit-il, déjà vu cette membrane. — Cela est exact ; mais ces auteurs avaient attribué à cette enveloppe une signification différente.

De la Valette dit expressément dans ce travail qu'il n'a jamais observé la multiplication endogène des éléments spermatiques chez les insectes, et

(1) Bessels. Zeits. f. wissen. Zool. B. 17. 1867.

(2) de la Valette St-George. Archiv für mikr. Anat.; 1857.

(3) Archiv f. mikr. Anat., 1874.

il critique à ce propos les figures de BALBIANI. Néanmoins, il admet, contre BUTSCHLI, l'existence de cellules multinucléées, seulement la formation endogène ne s'y accomplit jamais. Ces cellules deviendront des faisceaux de spermatozoïdes, sans que le protoplasme se soit scindé pour se grouper autour de chaque noyau. Chacun de ceux-ci formera la tête d'un spermatozoïde, pendant que la queue s'organisera dans le protoplasme resté indivis de la cellule-mère.

On peut considérer, dit DE LA VALETTE, le protoplasme comme étant divisé virtuellement en autant de territoires qu'il y a de noyaux. La formation des spermatozoïdes dans ces cellules multinucléées ne constitue donc pas, à ses yeux, une exception à la règle générale qui veut que chaque spermatozoïde naisse d'une cellule.

Ainsi, chose assez étrange, nous ne trouvons dans les observations de DE LA VALETTE aucune indication sur l'origine des amas cellulaires, *Kugeln*, qu'il a observés chez les insectes et dont MEYER avait si bien décrit la formation vingt-cinq ans auparavant; et pourtant il a observé les cellules multinucléées! Nous reviendrons sur ce point dans l'exposé de nos observations.

Nous n'avons pu juger du travail de METSCHNIKOFF, (1) publié en russe, que d'après l'analyse résumée qu'en donne DE LA VALETTE St-GEORGE dans sa publication de 1874. Cet auteur n'y parle des phénomènes de la première étape qu'à propos du scorpion. Nous devons nous borner à mentionner qu'il y a observé la multiplication des cellules-mères par voie endogène.

On trouve dans le beau mémoire de BALBIANI (2) sur la génération des aphides des détails assez étendus sur la formation des spermatozoïdes de ces insectes.

Les premiers éléments qu'il décrit sont des agglomérations de cellules, analogues aux *Kugeln* des auteurs allemands, et qu'il appelle sphères spermatiques. Comme DE LA VALETTE St-GEORGE, il mentionne et figure autour de ces sphères une membrane formée de cellules, mais il en rapporte l'origine à l'épithélium testiculaire. Il n'a pu déterminer exactement la provenance des cellules qui constituent ces agglomérations sphériques, mais il croit qu'elles naissent, comme chez l'*Helix*, par le bourgeonnement d'une cellule-mère centrale. Ce qui lui fait adopter cette opinion, c'est la disposition rayonnante de ces cellules.

Il ne parle ex professo dans ce travail que des éléments spermatiques

(1) METSCHNIKOFF. *Arbeiten der erst. Versammlung der russisch. Naturforscher.* 1868, *Abth. der Anatomie und Physiologie*, § 56.

(2) BALBIANI. Annales des sciences naturelles. 5me Série. Tome II, p. 74, 1869 : *Mémoire sur la génération des aphides.*

des aphidiens, mais il professe au sujet des autres groupes d'insectes une opinion identique, basée sur des observations personnelles. C'est même de ces observations qu'il conclut par analogie à l'existence, dans le spermatoblaste des aphidiens, d'une cellule centrale sur laquelle les cellules spermatiques naîtraient par bourgeonnement, en forme de culs-de-sac, c'est-à-dire par le même processus que chez l'*Helix*.

C'est, à notre avis, une tendance exagérée à la généralisation de ce processus qui a fait adopter au savant professeur une opinion qui est certainement erronée, en tant qu'elle s'applique aux insectes. Nos figures, comme celles de MEYER, montrent en effet qu'il n'y a pas de cellule centrale dans les colonies; elles y indiquent au contraire la mise en œuvre de la formation endogène.

BALBIANI a vu les cellules constituantes des sphères spermatiques subir, chacune en particulier, la division endogène et donner ainsi naissance à de petites cellules qui s'organiseront en spermatozoïdes.

La justesse de cette dernière observation ne fait que rendre plus surprenante l'opinion qu'il émet au sujet de la formation des sphères elles-mêmes.

BÜTSCHLI (1) ne s'attache pas à décrire la multiplication des cellules-mères. Il considère celles d'entre ces cellules qui sont multinucléées comme des éléments altérés, et met en doute l'existence d'une membrane entourant les colonies.

BLANC (2) a étudié les phénomènes de la première étape chez les phalangides. Il trouve chez ces animaux l'épithélium du testicule jeune formé de petites cellules qui sont toutes semblables. Plus tard, au contraire, le testicule contient deux espèces de cellules. Les unes sont des cellules de réserve ou cellules folliculaires; les autres sont des cellules actives qui vont sans tarder devenir multinucléées, pour donner naissance à des colonies de vingt à trente cellules-filles. Ces cellules-filles, dit BLANC, sont les spermatocytes de DE LA VALETTE St GEORGE. Ceci nous paraît inexact, les spermatocytes de DE LA VALETTE n'étant que les cellules organisatrices des spermatozoïdes, nos cellules spermatiques. Il n'en est pas de même pour BLANC, car, d'après lui, les cellules dont nous parlons vont devenir encore le siège de la formation endogène. En effet le noyau de ces cellules-filles subit des transformations : les granulations qu'il renferme se soudent pour constituer une seule masse homogène qui s'allonge et s'incurve en fer à cheval.

---

(1) BÜTSCHLI. Zeitsch. für wissen. Zool. B. 21, 1871.

(2) H. BLANC. *Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des phalangides*. Bulletin de la Société Vaudoise des sciences nat. Lausanne 1880. 2me S., Vol. XVII. p. 49—78, Pl. IV—VI.

Or, ce fer à cheval bientôt se divise en deux, puis successivement en quatre, six et huit petites portions sphériques, qui restent attachées à la membrane nucléaire. Celle-ci se résorbe ensuite, et alors le protoplasme de la cellule entoure chaque noyau, et constitue ainsi une nouvelle génération de très minimes cellules qui se transforment directement en spermatozoïdes. Ce sont donc ces dernières seules, qui dans la nomenclature de DE LA VALETTE, devraient porter le nom de spermatocytes.

Dans une note présentée à l'Académie des sciences dans le but de prendre date, HERMANN (1) décrit la spermatogénèse chez les crustacés édriophthalmes. Cette note n'étant pas accompagnée de figures, il est difficile de s'en rendre un compte exact.

Il décrit sous le nom d'ovules mâles de grandes cellules qu'il considère comme l'origine de toutes les cellules plus petites que le testicule renferme. Il compare ces grandes cellules aux cellules ovulaires de la femelle. Nous verrons plus tard jusqu'à quel point ce rapprochement est exact et cette homologie réelle.

Il dit ensuite que ces cellules deviennent multinucléées : il en a vu qui renfermaient quelques noyaux disposés en rosace. Plus tard, ces cellules se divisent, — il ne dit pas comment, — et donnent naissance à un grand nombre de cellules plus petites qui elles aussi entrent bientôt en prolifération active. Leur multiplication aboutit à la formation des spermatoblastes (nos celules spermatiques), lesquels se changent en spermatozoïdes.

Deuxième étape : Formation des spermatozoïdes.

La formation des spermazotoïdes chez les insectes a donné lieu aux interprétations les plus différentes.

D'après VON SIEBOLD(2), le noyau et le nucléole de la cellule spermatique des locustiens s'évanouissent au début du phénomène; c'est alors seulement que surgit un filament enroulé qui s'est formé aux dépens du protoplasme cellulaire. Ensuite apparaissent, à un moment donné, deux petits corpuscules de chaque côté de l'extrémité antérieure et renflée du filament; ces deux corps s'allongent l'un vers l'autre et se soudent sous un angle à leur point de rencontre avec le filament : c'est ainsi que prend naissance le singulier crochet qui se remarque sur le spermatozoïde adulte.

1) HERMANN. *Sur la Spermatogénèse des crustacés édriophthalmes*. Comp. rend. de l'Académie des sciences; 1883.

(2) VON SIEBOLD. *Ueber die Spermat.*, etc., 1845; l. c.

MEYER(1) dans son travail de 1849, déjà cité, ne s'occupe guère de la formation du spermatozoïde. Il dit seulement que chaque cellule spermatique forme un spermatozoïde en s'allongeant, et qu'ainsi un cyste devient un faisceau. Il n'admet donc point l'opinion que KÖLLIKER avait émise récemment(2).

MEYER est, pensons-nous, le premier auteur qui ait signalé le *noyau femelle*, du moins chez les insectes (PL. XV, FIG. **10** et **11**.)

WAGNER et LEUCKART(3) ne donnent pas non plus une description détaillée de la formation du spermatozoïde chez les insectes; ils se contentent d'affirmer que les cellules spermatiques deviennent des spermatozoïdes. Chez les aranéides, le noyau s'allonge et sort de la cellule tout en lui restant toujours attaché par une extrémité. Plus tard, la cellule s'atrophie. Si le développement ultérieur est partout le même que chez les tétragnathes, les spermatozoïdes mûrs ont une queue. WAGNER et LEUCKART ont en effet trouvé dans les palpes copulateurs du mâle de cette araignée des spermatozoïdes mûrs, à queue très courte.

Depuis les travaux de ZENKER (4) sur l'*Asellus aquaticus*, publiés en 1852 dans les archives de Troschel, on trouve généralement ce crustacé cité dans les traités généraux (5), à côté de la paludine, parmi les animaux qui possèdent deux formes de spermatozoïdes. Nous verrons plus loin ce qu'il faut penser de ce rapprochement.

ZENKER nous apprend que les deux formes de spermatozoïdes de l'*Asellus* naissent à l'intérieur d'une cellule-mère, après la disparition de son noyau. Pour lui, le noyau ne sert donc pas à l'organisation du spermatozoïde. En ce qui regarde les spermatozoïdes de la première forme il se borne à signaler leur apparition dans la cellule-mère : ce sont de longs filaments réunis en faisceau, qui ne tardent pas à percer la paroi de la cellule par une de leurs extrémités ; on trouve alors le faisceau pendant au dehors. Ceux de la seconde catégorie apparaissent dans la cellule-mère sous la forme de sphérules ressemblant à des cellules ; et d'où sort un filament qui les rattache à la paroi. Cet appendice filamenteux dérive du noyau qui s'est allongé, et forme la queue du spermatozoïde, tandis que le protoplasme de la cellule en devient la tête qui reste toujours plus épaisse. Ces spermatozoïdes ont la forme d'une massue.

---

(1) MEYER. L. c., 1849.

(2) Voir plus haut, p. 14.

(3) WAGNER et LEUCKART. Loc. cit.

(4) ZENKER. Loc. cit.

(5) C. CLAUS. *Traité de Zool.* Trad. franç. par MOQUIN TANDON (4me édition allemande). — FR. LEYDIG. *Traité d'Histologie comparée.*

La description de ZENKER laisse beaucoup à désirer sous le rapport de la clarté.

WEISMANN (1) n'étudie pas non plus en détail la formation du spermatozoïde. Ses observations n'étant pas complètes, il s'abstient d'attribuer d'une manière positive au noyau ou au protoplasme un rôle quelconque dans l'organisation de cet élément. Rappelons que pour lui les spermatozoïdes se forment au sein d'une cellule multinucléée.

En 1865, DE LA VALETTE St-GEORGE (2) admettait que le noyau de la cellule spermatique forme la tête du spermatozoïde, tandis que le protoplasme en forme la queue. Ses idées étaient donc celles de HENLE. Il admet toutefois à cette règle générale une exception : chez la grenouille rousse en effet il n'a pu reconnaître aucune participation du noyau à la formation de l'élément spermatique.

En 1867, il découvre, à côté du noyau, un corps brillant auquel il fait jouer un rôle important dans la formation du spermatozoïde. En effet ce corps, qu'il considère à cette époque comme un dérivé du noyau, forme la partie épaissie (tête) du spermatozoïde. Quant au noyau ordinaire, il disparaît sans prendre aucune part à l'élaboration de l'élément spermatique.

En 1874 (3), à la suite des travaux de METSCHNIKOFF, de BALBIANI, de BÜTSCHLI, ses idées sur l'origine et la fonction de ce corps brillant, qu'il appelle alors *Nebenkörper* (loc. cit. p. 497), se modifient. Loin de le considérer encore comme une formation nucléaire, il le regarde au contraire comme une production particulière du protoplasme, n'ayant par conséquent aucun lien génétique avec le noyau. Son rôle est de former non plus la tête mais le *Mittelstück*, c'est-à-dire la partie qui réunit la tête à la queue; la tête est formée par le noyau. DE LA VALETTE revient donc sur ce point à ses idées de 1865.

LANDOIS (4) ne s'occupe pas spécialement de la formation des spermatozoïdes. Il dit seulement, comme MEYER, que chaque cellule spermatique s'allonge en un spermatozoïde, et qu'ainsi la colonie de cellules, née dans une cellule-mère (Hodenzelle), devient un faisceau de filaments spermatiques.

Pour BESSELS (5) les cellules-mères de troisième génération, après avoir été mises en liberté, deviennent à leur tour multinucléées en augmentant beaucoup de volume et en prenant une forme allongée. Bientôt on voit leurs

(1) WEISMANN. Loc. cit., 1864.

(2) DE LA VALETTE St-GEORGE. Archiv für mik. Anat., 1865, p. 403.

(3) L. c.

(4) Loc. cit., 1866.

(5) BESSELS. Loc. cit., 1867.

noyaux présenter des altérations : tout d'abord leur membrane devient moins nette et moins régulière, puis ils se disloquent complètement. On voit alors apparaitre à leur place plusieurs petits noyaux. Ces noyaux grossissent, s'allongent et se transforment chacun en un spermatozoïde complet. Pour BESSELS comme pour WEISMANN les spermatozoïdes naissent donc dans une cellule multinucléée; mais BESSELS admet en outre que le spermatozoïde est formé par le noyau seul, sans la participation du protoplasme. Ses idées sur ce dernier point sont donc celles que KÖLLIKER professait en 1856.

Selon METSCHNIKOFF(1) le noyau des cellules spermatiques présente, chez le scorpion, une partie centrale obscure et une partie périphérique claire. C'est la partie centrale qui forme la tète; la partie périphérique disparait. Ainsi, aux yeux de ce savant, il n'y a qu'une portion du noyau qui concourt à la formation de la tète. La queue est d'ailleurs formée par le protoplasme cellulaire.

Chez l'écrevisse les choses se passent autrement : le noyau disparaît. La partie centrale du spermatozoïde est formée par un corps protoplasmatique de forme sphérique, qu'il a observé dans la cellule à côté du noyau, avant la disparition de ce dernier. La partie centrale du spermatozoïde n'est donc pas un noyau.

Chez les diptères, METSCHNIKOFF a observé le même corps plasmatique, et il lui attribue encore le rôle de former la tête du spermatozoïde; ici donc le noyau disparaît également.

Le même auteur a observé un développement assez semblable chez les *Cyproïs*.

Les vues de BALBIANI(2) ont beaucoup d'analogie avec celles de METSCHNIKOFF. BALBIANI admet en effet qu'il y a dans toutes les cellules spermatiques une vésicule blanche qui n'est pas un noyau, mais qu'il assimile à la vésicule embryogène de l'œuf. Elle coexiste avec le noyau. Cette vésicule, en s'allongeant, devient l'extrémité céphalique du spermatozoïde. Pendant ce temps le noyau s'isole de plus en plus de la vésicule, puis s'évanouit avec le reste de la cellule génératrice.

BALBIANI résume son opinion en ces termes : « ...... le rôle attribué à « cet élément cellulaire (le noyau) par la plupart des physiologistes, revient « avec plus de droit à un autre corps coexistant avec le nucléus, et dont « la présence dans la cellule n'avait encore été signalée par aucun observa- « teur..... à part DE LA VALETTE S[t] GEORGE (3). »

(1) METSCHNIKOFF. Loc. cit., 1868.

(2) BALBIANI. Loc. cit., 1869.

(3) BALBIANI n'avait sans doute pas encore pris connaissance du travail russe de METSCHNIKOFF, publié l'année précédente.

Bütschli (1) distingue trois parties dans le spermatozoïde :

1° Une petite portion antérieure qui dérive probablement du protoplasme;

2° Une portion moyenne qui est un produit de la transformation du noyau; il l'appelle Mittelstück;

3° Une portion caudale. Cette dernière est formée en partie par une production plasmatique particulière qui, après avoir passé par diverses transformations, finit par constituer un simple filament continuant la queue jusqu'au noyau.

Dès le début de son travail Bütschli affirme qu'il accorde à ces trois parties la même valeur que Schweigger-Seidel leur a attribuée dans le spermatozoïde des vertébrés (2). Aussi n'est-ce pas sans étonnement que le lecteur, après avoir lu la description de Bütschli, se voit obligé de leur attribuer une signification toute différente.

En effet pour Schweigger-Seidel la partie antérieure dérive du noyau et forme la tête; aux yeux de Bütschli elle n'est qu'un reste du protoplasme.

Pour le premier, la partie moyenne (Mittelstück) dérive d'une accumulation de protoplasme qui s'oberve derrière le noyau; pour le second, c'est le noyau lui-même!

Enfin, tandis que Schweigger-Seidel considère la troisième portion, la queue, comme formée par une simple modification du protoplasme ordinaire, Bütschli la fait dériver pour une part, du « *Nebenkern*, » et pour l'autre, du protoplasme.

Bütschli a introduit dans la science une confusion regrettable. En réalité, ce qu'il appelle partie antérieure correspond à la partie accessoire ou « Kopfkappe » de Schweigger, pour s'en convaincre il suffit de jeter un regard sur les figures qui accompagnent les travaux de ces savants. Dès lors tout s'explique. Le Mittelstück de Bütschli, c'est la tête pour Schweigger-Seidel; la queue, d'après la désignation de Bütschli, c'est à la fois le Mittelstück et la queue dans le langage de Schweigger-Seidel (3).

Blanc (4) ne s'appesantit pas sur les phénomènes, très simples d'ailleurs, de la formation du spermatozoïde aux dépens de la cellule spermatique chez les phalangides. Pour devenir un spermatozoïde, la cellule spermatique s'accroît seulement un peu et prend une forme biconvexe.

(1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie, B. 21, 1871.

(2) Schweigger-Seidel L. c. — Voir plus haut, p. 5.

(3) L'erreur ou la méprise de Bütschli vient de ce qu'il s'est imaginé, malgré les assertions contraires de Schweigger-Seidel, que le *Mittelstück* de ce dernier provient du noyau.

(4) H. Blanc. Loc. cit.

Hermann (1) trouve dans la cellule spermatique des édriophthalmes trois parties : 1° un noyau ; 2° un nodule céphalique ; 3° un corps cellulaire.

Il s'est efforcé de suivre le développement de ces trois éléments : le noyau se transforme en un long cordon que l'on trouve pelotonné dans la cellule, mais qui plus tard s'en dégage et pend au dehors ; il représente la partie céphalique.

Le nodule céphalique primitif disparait sans qu'il ait pu, dit-il, en saisir complètement la destinée.

Quant au protoplasme de la cellule, Hermann ne dit pas quel rôle il joue. Si nous comprenons bien, il sert à former le flagellum et le segment moyen. En terminant, Hermann rapproche la spermatogénèse des édriophthalmes de celle des sélaciens. Cette comparaison nous montre qu'il doit être arrivé à des résultats fort différents des nôtres.

Troisième étape : Spermatophores.

La rupture des faisceaux et la mise en liberté des spermatozoïdes a été signalée chez un grand nombre d'arthropodes.

Plusieurs observateurs ont remarqué que les faisceaux peuvent se retrouver encore intacts dans la vésicule copulative, leur dissociation ne s'opérant qu'un certain temps après l'accouplement.

Ces phénomènes n'offrent d'ailleurs par eux-mêmes qu'un médiocre intérêt ; c'est pourquoi nous n'en parlerons pas plus longuement. Mais nous devons dire un mot des *spermatophores*.

Ces corps ont été signalés çà et là chez les arthropodes, cependant ils n'ont été jusqu'ici, à notre connaissance du moins, l'objet d'aucune recherche approfondie.

C'est dans les céphalopodes que ces productions singulières ont été découvertes pour la première fois par Swammerdam (2). Ce savant les considérait déjà comme servant au transport du sperme, car il se demande si la semence est produite dans ces corps et versée ensuite au dehors, ou s'ils s'en remplissent pour les porter ensuite à l'extérieur.

Needham (3) en reprit l'étude et les décrivit comme des tubes séminifères. Cette opinion fut confirmée, en 1842, par les études plus complètes

(1) Hermann. Loc. cit.

(2) Swammerdam. *Biblia naturæ*, p. 353, Pl. 7.

(3) Needham. *Account of some new microscopical observations*, 1745. Trad. franç., Leyde, p. 44, Pl. 3 et 4, 1745.

de MILNE EDWARDS(1) et de PETERS(2). Ce fut MILNE EDWARDS qui leur donna le nom de spermatophores. Beaucoup de naturalistes y virent des parasites, et HAMMERSCHMIDT (3), en 1838, regardait encore comme tels les corps étranges qu'il découvrit chez les insectes. Il donna le nom de *Cincinnura* à ceux de l'*Omasius leucophthalmus* (PL. 4, FIG. *r*, *s*). Les corps vermiformes des hémiptères et des lépidoptères, qu'il appelle *Pagiura* et *Spirulura*, nous les regardons comme des faisceaux de spermatazoïdes encore agglutinés.

VON SIEBOLD, en 1839, vit les spermatophores du *Cyclops castor* (4) et plus tard, ceux des locustiens (5). Il les figura notamment chez le *Decticus verrucivorus* et la *Locusta viridissima*.

Puis KÖLLIKER(6) mentionna ceux des crustacés décapodes (*Pagurus bernhardus, Galathea strigosa*).

DUJARDIN (7) figure les mêmes corps chez une *Tettigonia* et chez le *Sphodrus terricola*.

Sous le nom de *Samenschlauch*, et aussi sous celui de spermatophore, STEIN comprend non seulement les vrais spermatophores mais encore la masse de sperme éjaculée qui, dans la vésicule copulative, constitue souvent un coagulum emprisonnant des éléments très divers : des spermatozoïdes, des cellules spermatiques, des noyaux et souvent les spermatophores eux-mêmes. L'application de ce terme à des objets si différents ne nous paraît pas heureuse.

Quoi qu'il en soit, STEIN mentionne parmi les coléoptères un certain nombre de spermatophores véritables qu'il a pu, dans certains cas, retrouver dans le testicule lui-même(8).

FABRE(9) a signalé les spermatophores capsulaires des chilognathes et des scolopendrides.

Le spermatophore du grillon a été étudié minutieusement par LESPÈS (10). Il constitue une grande capsule chitineuse contenant un grand nombre de spermatozoïdes à l'état de liberté.

(1) MILNE EDWARDS. Ann. d. sc. nat., 2me série. t. XVIII, p. 331. 1842.
(2) PETERS. Muller's Archiv, 1842, p. 331.
(3) HAMMERSCHMIDT. Isis von Oken, 1838, p. 258, pl. 4.
(4) VON SIEBOLD. Neueste Schriften der Naturf. Geselsch. zu Dantzig, 1839, t. III. Heft 2, p. 36.
(5) Id. Nov. act. acad. C. L. C., t. XXI, 1845, pars I, p. 250.
(6) KÖLLIKER. *Beiträge z. Kenntn. der Geschl.*, etc. Berlin, 1841, pl. II, fig. 21, pl. III, fig. 22.
(7) DUJARDIN. *Nouveau manuel de l'observateur au microscope*. Pl. XI, fig. 18 et 19.
(8) STEIN. *Vergleich. Anat u. Physiol. d. Insekten*. Berlin, 1847, P. 94, 106 et 107. Taf. I, fig. IX, XIV et XV; Fig XIX et XX. Taf. IX, fig. III.
(9) FABRE. Ann. d. sc. nat., 4e série, t. III, 1855.
(10) LESPÈS. Ann. d. sc. nat., 4e série, t. III, 1855.

Dans son traité d'Histologie comparée, LEYDIG (1) figure aussi un spermatophore de *Cercopis spumaria*. Il est formé d'un axe sur lequel les spermatozoïdes sont fixés comme les barbes d'une plume.

RÉSUMÉ.

Après avoir soumis à l'analyse les travaux des auteurs, nous allons résumer d'une manière synthétique les résultats qu'ils ont obtenus, afin d'établir l'état actuel de la science sur la spermatogénèse des arthropodes.

Au lieu de suivre l'ordre chronologique, comme nous l'avons fait en parcourant les auteurs, nous suivrons plutôt dans ce résumé celui de la succession des phénomènes.

Première étape.

1° Les métrocytes primordiales n'ont pas été remarquées par les spermatologistes.

A. Deux auteurs seulement, MEYER et STEIN, ont porté leur attention sur les premiers ancètres des cellules spermatiques, MEYER chez les lépidoptères et STEIN chez les myriapodes. Mais ni l'un ni l'autre de ces savants n'a eu sous les yeux les vraies métrocytes ou cellules-mères primordiales : ils versent en effet tous deux dans l'ancienne erreur de la formation spontanée des cellules au sein d'un stroma, c'est-à-dire d'un blastème amorphe.

B. C'est assez dire que personne n'a étudié le développement de ces cellules-mères primitives.

1° L'évolution des métrocytes appartenant aux générations suivantes a été suivie par plusieurs observateurs.

Divers stades de cette évolution ont été signalés par VON SIEBOLD chez les locustiens, par LANDOIS chez les lépidoptères, enfin par DE LA VALETTE chez différents insectes, mais sans recevoir une interprétation suffisante.

3° Cependant des observations plus complètes ont été consignées dans les annales de la science ; malheureusement elles sont loin d'être concordantes.

A. D'après MEYER, WEISMANN, BESSELS et METSCHNIKOFF, les cellules-mères, devenues d'abord multinucléées, donnent bientôt naissance chacune à une colonie de cellules-filles par voie endogène.

(1) LEYDIG. Op. cit., p. 602, fig. 266B.

Bessels et Blanc signalent la succession d'au moins deux générations endogènes, le premier chez les lépidoptères, le second chez les phalangides.

B. S'il faut en croire Balbiani, c'est plutôt par un bourgeonnement de toute leur surface que ces cellules donnent naissance aux colonies de cellules-filles ou sphères spermatiques. Plus tard, les cellules qui constituent les sphères spermatiques deviennent cependant le siège d'une multiplication endogénique.

C. Les colonies de cellules-filles qu'elles engendrent, et que les auteurs appellent spermatocystes, Kugeln, sphères spermatiques, etc., sont entourées d'une membrane : depuis von Siebold c'est l'avis de tous les auteurs, à part Bütschli.

D. Mais pour certains observateurs cette membrane est anhiste : ainsi pensent von Siebold, Meyer, Weismann, Bessels, Landois et Blanc; tandis que pour les autres elle est originairement multicellulaire, elle proviendrait en effet, soit de l'épithélium testiculaire (Balbiani), soit des cellules périphériques des cystes (de la Valette).

4° Mais jusqu'où doit progresser l'évolution des cellules-mères, pour que les spermatozoïdes puissent s'y développer?

Les avis sont partagés sur ce point.

A. Pour les uns, l'évolution des métrocytes s'arrête après la formation de noyaux multiples : le faisceau de spermatozoïdes s'élabore donc au sein d'une cellule multinucléée.

C'est la pensée de Weismann, de Bessels et de de la Valette St-George (1874).

B. Dans l'opinion de la plupart des autres savants, la métrocyte parcourt une étape de plus : le protoplasme de la cellule multinucléée s'individualise autour de chaque noyau. Ainsi naît une dernière colonie, la colonie des cellules spermatiques proprement dites.

Il est bon de le faire remarquer dès à présent, il n'est pas, à notre connaissance du moins, un seul auteur qui ne considère le nombre de spermatozoïdes d'un faisceau comme correspondant exactement à celui des noyaux contenus dans la dernière métrocyte multinucléée.

5° Notons que Hermann signale chez les isopodes l'existence de certaines cellules munies de cinq ou six noyaux, sans que l'on puisse décider, par ce qu'il dit de leur développement, si cet auteur admet ou rejette la formation endogène. Rappelons aussi que Zenker n'y décrit pas de cellules multinucléées.

Deuxième étape.

1° Deux opinions sont professées concernant la *nature* de l'élément qui est destiné à donner directement naissance aux spermatozoïdes.

A. L'opinion la plus généralement suivie est celle qui admet que le spermatozoïde est le produit de la transformation d'une cellule *individualisée* et préexistante.

B. Toutefois WEISMANN, BESSELS et DE LA VALETTE font exception, comme nous venons de le voir; ils pensent que les spermatozoïdes s'organisent dans une cellule multinucléée dont le protoplasme est resté commun et indivis.

2° Quant à *l'origine* des diverses parties qui constituent le spermatozoïde, elle a reçu les interprétations les plus diverses.

A. Pour les uns le noyau ne prendrait aucune part à la formation de l'élément spermatique. Ainsi le veulent VON SIEBOLD pour les locustiens, METSCHNIKOFF pour l'écrevisse, les diptères et les cyproïs, ZENKER pour l'aselle et BALBIANI pour les aphidiens. Ainsi pensait également DE LA VALETTE en 1867. On sait que ces observateurs, — à l'exclusion de VON SIEBOLD qui ne s'occupe pas de cette question, — attribuent la formation de la tête, non pas au noyau mais à un corps particulier, né dans le protoplasme et qui a reçu les noms les plus divers : vésicule spermatogène (BALBIANI), Nebenkörper (DE LA VALETTE), Nebenkern (BÜTSCHLI), corpuscule brillant, nodule céphalique, etc.

B. D'autres au contraire admettent à ce sujet les idées de KÖLLIKER; c'est ainsi que, d'après BESSELS, le noyau seul organiserait le spermatozoïde tout entier.

C. Mais la grande majorité des savants ont suivi HENLE et SCHWEIGGER-SEIDEL : le noyau forme la tête; le protoplasme, la queue du spermatozoïde. Tels sont DE LA VALETTE en 1865 et à partir de 1874, BÜTSCHLI, HERMANN pour les isopodes, NUSSBAUM (1), etc., etc.

A cette opinion se rattache celle de METSCHNIKOFF qui attribue, comme nous l'avons vu, à une partie du noyau seulement la formation de la tête du spermatozoïde chez le scorpion.

3° Cependant plusieurs des observateurs précédents distinguent deux portions dans l'appendice caudal : 1° la queue proprement dite; 2° la partie moyenne, beaucoup plus courte et souvent plus volumineuse, le Mittelstück

(1) NUSSBAUM Archiv f. mik Anat., 1884. *Ueb. die Veränderungen*, etc., p. 207.

de SCHWEIGGER-SEIDEL. Cette dernière portion dériverait d'après DE LA VALETTE S[t] GEORGE (1874), BÜTSCHLI, etc., du Nebenkörper ou Nebenkern, tandis que la queue serait un produit de la transformation du protoplasme ordinaire de la cellule.

4° Enfin, depuis VON SIEBOLD (1845), on a signalé dans le protoplasme, au voisinage de la partie antérieure du spermatozoïde, l'apparition de certains corps ou nodules plasmatiques, espèces de *Nebenkern particuliers*, ayant pour but de former le capuchon de la tête (Kopfkappe) (1).

Troisième étape.

Nous l'avons déjà dit plus haut, p. 27, nous ne possédons pas encore d'étude approfondie sur la formation des spermatophores chez les arthropodes.

IV. TERMINOLOGIE.

Il nous parait utile, avant d'entrer dans le détail de nos observations, de préciser le sens attribué par nous à certains termes dont nous ferons par la suite un fréquent usage.

Nous appelons *cellules spermatiques*, les cellules qui *se transforment directement en spermatozoïdes*. Ainsi toute cellule testiculaire qui donne naissance à un spermatozoïde, sans plus subir de division, est une cellule spermatique.

Nos cellules spermatiques sont donc celles-la mêmes auxquelles DE LA VALETTE S[t] GEORGE donne le nom de spermatocytes, dénomination dont nous ne répudions pas l'emploi, pourvu qu'on l'applique toujours aux cellules spermatiques véritables.

Les petites cellules que nous représentons dans la fig. **35** sont les cellules spermatiques de la *Pieris brassicæ*; chacune d'elles va s'allonger, et se transformer en spermatozoïde. Au contraire la cellule de *Lithobius*, représentée dans la figure **10** et qui va donner naissance à quatre spermatozoïdes, n'est pas une cellule spermatique. Bien que les rudiments des spermatozoïdes y soient déjà visibles, elle doit encore se diviser en quatre cellules allongées qui deviendront autant de spermatozoïdes; c'est

(1) Il résulte de ce qui précède que les auteurs ont attribué les rôles les plus divers à ces formations énigmatiques qu'ils ont désignées sous les noms de Nebenkörper, Nebenkern, vésicule spermatogène, nodule céphalique, etc., etc. D'après eux en effet, ils forment tantôt la tête, tantôt le Mittelstück, tantôt la coiffe céphalique ou Kopfkappe.

donc à ces dernières qu'il convient de réserver le nom de cellules spermatiques.

Il existe un mode particulier et bien connu de formation des spermatozoïdes, dans lequel on voit apparaître à la périphérie d'une cellule un nombre plus ou moins grand de protubérances contenant un noyau. Chacune de ces protubérances avec son contenu devient un spermatozoïde. Ce mode est assez répandu ; il s'observe en particulier chez les annélides, les gastéropodes, les acanthocéphales, les trématodes, etc.

A notre avis chacune de ces protubérances doit être considérée comme l'homologue des petites cellules qui, chez les insectes, se transforment en spermatozoïdes, et peut par conséquent recevoir le même nom que ces dernières; et en effet ces protubérances se comportent tout à fait comme des cellules spermatiques : la tête et la queue du spermatozoïde s'y élaborent comme chez les arthropodes.

L'étranglement qui limite ces protubérances reste incomplet, il est vrai, mais cette particularité ne doit pas nous empêcher de les regarder comme des individus cellulaires distincts, ayant leur centre d'activité propre. Nous verrons du reste que chez les insectes les cellules spermatiques conservent aussi pendant longtemps des rapports avec leur cellule-mère. Le nom de cellules spermatiques leur convient donc aussi bien qu'à ces dernières. Elles n'en diffèrent que par un point, le mode de division qui leur donne naissance. Chez les insectes, elles naissent par voie endogène, comme les spores dans un sporange de *Mucor*. Ailleurs, chez les lombrics par exemple, elles naissent par un processus analogue à celui de la formation exogène des botanistes; la cellule qui les produit peut être rapprochée des cellules basidiennes des hyménomycètes.

Sous le nom de *cellules-mères*, ou de *métrocytes*, nous désignons toute cellule dont la multiplication aboutit à la formation des cellules spermatiques, quel que soit du reste le nombre des générations qui les séparent encore de ces dernières.

D'accord avec MEYER (1), nous préférons donner ce nom aux cellules qui engendrent des cellules-filles que de l'appliquer, comme le faisait KÖLLIKER, aux cellules spermatiques elles-mêmes.

En agissant ainsi nous suivons d'ailleurs une terminologie adoptée depuis longtemps par les botanistes, qui appellent cellules-mères toutes les cellules de l'anthère ou de l'anthéridie qui engendrent par leur multiplication répétée la cellule pollinique ou la cellule anthérozoïdienne.

(1) MEYER. Loc. cit.

Il apparaît dans tout être mâle ou hermaphrodite, à une époque variable de son développement embryonnaire, une ou plusieurs cellules formatives *dont la postérité sera entièrement constituée par des éléments spermatiques.*

Ce sont les *métrocytes primitives* ou *primordiales.*

Tous leurs descendants, à quelque génération qu'ils appartiennent, nous les désignerons simplement, à l'exemple des botanistes, sous le nom de métrocytes ou cellules-mères.

Les cellules épithéliales, auxquelles DE LA VALETTE St-GEORGE donne le nom de *Ursamenzellen*, ne sont pas les métrocytes primitives ; elles peuvent même n'avoir avec elles qu'un degré de parenté fort éloignée. Ce serait, nous semble-t-il, donner à ce mot un sens plus rationnel que de l'appliquer exclusivement à nos cellules-mères primordiales ou métrocytes primitives.

Parmi les métrocytes il en est une qui, chez la plupart des êtres, mérite une attention particulière, c'est la dernière, c'est-à-dire celle qui engendre les cellules spermatiques.

Beaucoup d'auteurs désignent cette cellule sous le nom de *spermatoblaste* ou de *spermatogemme* (voir p. 14); tel sera aussi le sens que nous donnerons à ces mots quand il nous arrivera de les employer. Nous ne les *appliquerons* jamais, comme le font BLOMFIELD (1), MATHIAS DUVAL (2), etc., aux cellules qui se transforment en spermatozoïdes. Si l'on adopte cette dénomination, il faut, selon nous, *désigner* sous le nom de spermatoblastes, *aussi bien la cellule à formation exogène des lombrics, que la cellule à formation endogène des insectes.*

On nous dira peut être que la structure de ces deux éléments est trop différente pour qu'on puisse leur donner le même nom. Les auteurs distinguent en effet dans les premiers, comme dans tous les spermatoblastes de cette espèce, une partie qu'ils désignent sous les noms de *cytophore, blastophore, cellule de soutien*, *cellule fixe*, et qui porte les bourgeons spermatiques. Les spermatoblastes des insectes au contraire ne présentent pas de blastophore.

A cela nous répondrons que l'homologie entre ces éléments cellulaires, qui tous deux produisent les cellules spermatiques, est au contraire trop grande, à notre avis, pour qu'on puisse leur donner des noms divers, quelle que soit du reste leurs différences de structure, d'autant plus que ces différences ne sont pas essentielles. Nous considérons en effet dans tous les cas le blastophore comme un reste de la métrocyte, et nous l'assimilons à cette masse de protoplasme qui contient à la fois le faisceau et les noyaux

(1) BLOMFIELD. Quaterly jour. of micr. science. July 1881.

(2) MATHIAS DUVAL. Journal de micrographie de Pelletan, 1880, p. 240 et passim.

femelles dans le spermatoblaste des insectes et que nous regardons aussi comme un reste de la métrocyte.

Ces deux spermatoblastes ne diffèrent que par le mode particulier de division qui engendre les cellules spermatiques.

Nous n'ignorons pas que certains auteurs tels que MERKEL, RIVOLTA, MIHALKOVICS, NEUMANN, BLUMBERG, KLAS, VON BRUNN, BLOCK, SERTOLI, RENSON, etc., donnent au spermatoblaste de certains vertébrés une origine et par suite une signification différente de celle que leur attribuait VON EBNER. Ainsi G. RENSON(1) soutient que, chez le rat, les cellules spermatiques (ses nématoblastes) naissent à part dans le testicule, pour venir plus tard, lorsqu'elles ont subi déjà un commencement de différentiation en spermatozoïde, se fixer à une autre cellule, la cellule de soutien ou blastophore.

L'auteur apporte comme raison principale en faveur de son opinion, que jamais il n'a rencontré une cellule de soutien portant des nématoblastes jeunes.

C'est donc sur une observation négative que cette théorie est basée.

Si elle se vérifiait, ce serait évidemment faire un usage irrationnel du mot spermatoblaste que de l'appliquer à l'ensemble du blastophore et des nématoblastes, puisque ces derniers éléments n'auraient aucun lien génétique avec la cellule de soutien.

BLOMFIELD(2) la combat en ces termes :

« ...... but viewing the subject in the light which we have gained from the study of spermatogenesis in other classes, I think that any one will allow that it is extremely probable that there is a closer connection between them, than our author has allowed, and that the « cellules de soutien » are homologous and analogous with the body which has been described in the foregoing papers *as mothers cells* with basilar nucleus ..... or sperm blastophor of my nomenclature. »

Quant à nous, nous ne pouvons nous empêcher de trouver au moins originale cette promenade que l'auteur fait exécuter aux cellules spermatiques pour les conduire jusqu'aux cellules de soutien, et très étrange aussi cette union si intime, bien que temporaire, qu'elles contractent avec ces dernières. Mais ce serait sortir de notre cadre que d'entrer plus avant dans cette question.

Nous désignerons sous le nom de *colonies* les amas de cellules qui ont pour origine une même cellule-mère.

Le terme *tête du spermatozoïde* dans ce travail, s'appliquera toujours à la partie du spermatozoïde *qui dérive du noyau.*

La tête est donc la partie du spermatozoïde qui contient l'élément

---

(1) G. RENSON. Archives de Biologie, 1882.

(2) BLOMFIELD. Quat. j. of micr. science, avril, 1883.

nucléinien, et qui par conséquent se colore vivement par le vert de méthyle, certains carmins, etc. Nous l'appellerons aussi noyau du spermatozoïde. La *queue* du spermatozoïde est pour nous toute la portion du protoplasme de la cellule spermatique, qui s'est différentiée d'une manière particulière et qui se rattache à la partie postérieure de la tête. Nous n'appliquerons évidemment ce terme qu'aux spermatozoïdes filamenteux.

Souvent on observe, au devant du noyau ou de la tête, une nouvelle portion protoplasmatique qui ne se colore pas plus que la queue. Nous l'appellerons *segment procéphalique*, quelle que soit son origine.

Nous emploierons souvent le terme *noyau femelle.*

Ce mot désignera, dans notre travail, le noyau ou les noyaux que l'on trouve dans le spermatoblaste à côté des spermatozoïdes.

Par l'application de ce mot *femelle* aux éléments précités nous ne voulons nullement préjuger de leur véritable nature, et nous n'entendons pas nous déclarer partisan décidé de la théorie du sexe des cellules, telle que SEDGWICK-MINOT l'a formulée (1).

Cette théorie nous plait parce qu'elle renferme l'interprétation la plus plausible, à l'heure qu'il est, que l'on puisse donner à la fonction de ces deux éléments énigmatiques : le globule polaire de l'œuf, et le noyau femelle du spermatoblaste. Mais cette hypothèse pourrait bien n'être qu'une conception ingénieuse de l'esprit. Dans l'état actuel de la science, oserait-on affirmer que le globule polaire contient une partie du noyau neutre de l'œuf différente de celle qui y demeure après l'expulsion de ce globule?

Qui pourrait décider, d'autre part, que le noyau femelle du spermatoblaste n'est qu'un élément étranger à la substance mâle qui se serait localisée dans les cellules spermatiques, et non pas tout simplement un noyau ordinaire jouant le rôle d'un centre d'activité au sein de la la métrocyte? Ce sont là des questions de cytologie générale qui sont insolubles dans le temps présent. Aussi, ce qui nous a décidé à employer l'expression « *noyau femelle,* » c'est avant tout le moyen commode qu'il nous fournit de désigner, dans tous les cas, cet élément d'une façon précise.

Il nous reste à dire un mot du terme *spermatophore.* Nous marquons par là des productions particulières, formées dans la partie inférieure de l'appareil mâle et destinées à transporter les spermatozoïdes dans la femelle.

Nous disons des productions particulières : en effet de simples faisceaux non dissociés, tels que ceux que nous avons trouvés dans la femelle de maints papillons, nous ne les considérons pas comme des spermatophores. Nous ne

---

(1) SEDGWICK-MINOT. Journal de Micrographie de Pelletan, 1881, p. 71 et 199.

les désignerons par ce terme que dans les cas où la maturité des spermatozoïdes y est suivie de la formation d'un appareil quelconque qui serve à maintenir ces éléments réunis.

Si nous spécifions en outre que ces formations doivent s'organiser chez le mâle, c'est que Stein et d'autres auteurs ont regardé comme des spermatophores certains corps que l'on trouve seulement dans la vésicule copulative, et qui ne sont que des coagulums de sperme, entourés parfois d'une coque. Ces prétendus spermatophores ne servant pas au transport des spermatozoïdes, il ne nous parait pas que ce terme puisse leur être appliqué.

Wagner et Leuckart (1) appellent aussi spermatophores les capsules décrites par von Siebold, et qui contiennent des faisceaux plumeux de spermatozoïdes chez les locusticns. Or, ces faisceaux eux-mêmes sont évidemment des formations analogues aux vrais spermatophores des coléoptères. On serait donc amené, en imitant ces savants, à désigner sous un même terme le contenant et le contenu de ces corps.

Aussi préférons-nous réserver aux productions de cette espèce le nom de : *capsules à spermatophores*.

(1) Wagner et Leuckart. Loc. cit.

PREMIÈRE PARTIE.

OBSERVATIONS.

I.

Myriapodes.

La classe des myriapodes se divise en deux ordres bien distincts : les chilopodes et les chilognathes.

Nous avons étudié les spermatozoïdes des lithobiides et des géophilides, parmi les chilopodes; ceux des iulides, des glomerides et des polydesmides, parmi les chilognathes, et nous avons trouvé dans ces deux groupes de familles deux formes bien différentes de spermatozoïdes.

Chez les chilopodes ce sont généralement de longs filaments, d'une structure parfois compliquée (*Lithobius*, *Geophilus*). Chez les chilognathes au contraire (*Julus*, *Glomeris*, *Polydesmus*.) ce sont de petites cellules, présentant cette particularité singulière de ressembler en plus d'un point aux spermatozoïdes des crustacés décapodes.

C'est cette ressemblance qui nous a déterminé à en différer l'étude jusqu'au moment où nous parlerons des spermatozoïdes de ce dernier groupe, ainsi que nous l'avons annoncé précédemment, p. 11.

Chilopodes.

Les spermatozoïdes filiformes des chilopodes ont été jusqu'ici fort peu étudiés. TREVIRANUS les considérait comme des « vers intestinaux appartenant sans doute au genre filaire » : erreur qui tenait à l'état de la science à son époque, aussi bien qu'aux dimensions considérables de ces filaments.

Les travaux de NEWPORT, de FABRE, ds LÉON DUFOUR, etc. nous en donnent quelques dessins, peu détaillés toutefois; mais ces savants ne parlent guère de leur genèse.

Nous avons vu plus haut les deux opinions que STEIN(1) a successivement professées au sujet de l'origine et de la fonction des filaments spermatiques et des cellules qui les accompagnent dans le testicule.

Enfin LEYDIG(2), en 1883, a donné une courte description des cellules testiculaires et des spermatozoïdes du *Lithobius*, mais, pas plus que ses devanciers, il n'a reconnu les rapports qui existent entre ces cellules et les filaments spermatiques; il déclare même ignorer quelle peut être la signification des grandes cellules du testicule. C'est assez dire qu'aucune voie ne nous était frayée dans l'étude du sujet auquel nous consacrons ce chapitre.

Nos recherches ont porté surtout sur le *Lithobius forficatus*, espèce commune aux environs de Louvain.

La préparation des éléments spermatiques est fort simple. Nous opérons généralement comme il suit. Après avoir ouvert l'animal, à sec, nous en extrayons le tube testiculaire tout entier, et nous le sectionnons vers son milieu sur le porte-objets; il en sort un liquide épais que nous exprimons le plus complètement possible en promenant légèrement le dos du scalpel sur toute la longueur du tronçon. Nous étendons ensuite ce liquide avec les aiguilles. Afin d'éviter la concentration du plasma par l'évaporation, nous avons soin de pratiquer cette dernière opération dans l'atmosphère humide de l'haleine dirigée sur l'objet.

Nous plaçons alors la lamelle, sans autre manipulation si notre intention est d'examiner les éléments spermatiques vivants. Un cheveu, introduit entre les deux verres, empêche l'écrasement de l'objet. Le plus souvent toutefois nous n'étudions ces éléments qu'après les avoir fixés, soit en exposant la préparation pendant une vingtaine de secondes aux vapeurs d'acide osmique, soit en laissant tomber sur la masse sortie du tube une goutte d'un mélange qui nous a paru très propre à les conserver, et dont la formule est la suivante :

Sol. de RIPART et PETIT . . .	5 parties.
Sol. d'acide osmique à $\frac{2}{1000}$ . . .	1 partie.

Avant de placer le couvre-objets, nous ajoutons à ce liquide une goutte de la solution acide de vert de méthyle.

(1) STEIN. Loc. cit., 1842 et 1847.

(2) LEYDIG. *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere;* Bonn, 1883; p. 56 et p. 117.

Première étape.

Lorsqu'on ouvre en automne de jeunes lithobies, ayant à peu près la moitié de la taille de l'adulte, on y trouve le tube testiculaire assez développé déjà, et rempli de grandes cellules qui nagent dans un plasma visqueux et peu abondant.

Description des Métrocytes.

La forme de ces cellules est assez variable. Les unes sont parfaitement sphériques; d'autres sont polyédriques, aplaties ou allongées; beaucoup présentent des prolongements plus ou moins développés.

Ces prolongements ont l'aspect des pseudopodes amiboïdes; toutefois les mouvements de ces expansions sont extrêmement lents, surtout lorsqu'on les observe dans leur milieu naturel.

Si l'on plonge brusquement le testicule dans l'eau bouillante on obtient, en le vidant sur le porte-objets, toutes les cellules fixées, d'une manière rigide, dans la forme qu'elles avaient au moment de l'opération. On voit alors que l'intersection de leurs facettes planes ou courbes se fait souvent sous des angles très abrupts.

Ces cellules sont intéressantes sous plus d'un rapport.

1. Leur réseau plasmatique est remarquablement fin et régulier. Dans certaines cellules, ce reticulum loge quelques enclaves albuminoïdes. Nous sommes porté à croire que ce sont ces enclaves que Leydig a indiquées dans sa figure de *Lithobius* (1). Nous ne pouvons en effet partager l'opinion de ce savant qui trouve, sur le parcours du reticulum, des nœuds ou des épaississements saillants — situés sans doute aux points de jonction des trabécules. — A notre avis, de pareils épaississements n'existent pas. Les corps, réprésentés en noir dans la figure précitée, sont des masses albuminoïdes situées à l'intérieur des mailles du reticulum et, par conséquent, indépendantes de ce dernier. Du reste, ainsi que nous le dirons, ces enclaves sont loin d'exister dans toutes les cellules; on doit les considérer comme des réserves passagères. Nous pourrions ajouter que l'élément dessiné par Leydig avait subi des altérations.

2. Leur noyau est très grand (fig. **1** *A* et *B*). Sa forte membrane (*mn*) emprisonne une masse considérable de protoplasme (*pn*), assez semblable de structure et d'aspect au protoplasme extranucléaire, mais ordinairement un peu plus clair que ce dernier. Ce protoplasme nucléaire (*pn*) rem-

(1) Leydig : *Untersuch. z. Anat., etc.*, 1883, p. 57; Pl. VI, fig. 67.

plit le plus souvent, d'une manière uniforme, toute la cavité du noyau; d'autres fois cependant il est vacuoleux et découpé en cordons (FIG. 1 *B v*). On aperçoit à l'intérieur du caryoplasma un corps sphéroïdal (*nl*). Ce corps présente la structure d'un noyau ordinaire, car on y trouve une membrane très nette, une masse plasmatique et un filament nucléinien. Dans les noyaux quiescents, ce dernier filament ne se colore que faiblement par le vert de méthyle, et il est ordinairement fragmenté en bâtonnets (voir FIGURES); parfois cependant il est continu, ou, plus rarement, fusionné en une seule masse irrégulière de nucléine amorphe (FIG. 14). Ce corps est donc un nucléole-noyau (1). Ainsi constitué, le noyau des cellules-mères est la représentation fidèle d'une cellule ordinaire; particularité que l'on retrouve souvent dans les noyaux riches en protoplasme (2).

3. Enfin les cellules testiculaires des *Lithobius* possèdent une membrane véritable. Quoique très mince, cette membrane est pourtant bien distincte et nettement visible, même sur les cellules vivantes et observées dans leur plasma naturel. Les agents fixateurs (acide osmique, etc.) la rendent beaucoup plus évidente encore; le nitrate d'argent y fait même apparaître des couches concentriques, faciles à reconnaître.

Telles sont les cellules que STEIN, en 1842, regardait comme des spermatozoïdes. Pour nous ce sont des métrocytes appartenant à des générations diverses (FIG. 1 *A*).

Contenu du Testicule.

C'est chez l'embryon qu'il faudrait porter ses observations, pour rechercher le premier développement des cellules-mères originelles; mais nous n'avons pas eu le loisir d'entreprendre cette étude. Force nous est donc de choisir, pour point de départ, les cellules-mères que nous venons de décrire ; ce sont les plus jeunes que nous ayons pu obtenir.

Déjà à l'époque où nous les considérons, ces cellules sont en voie de multiplication. On y observe en effet, de temps en temps, assez rarement toutefois, les divers stades de la division du noyau et du protoplasme. Nous ne nous arrêterons pas à faire la description détaillée des phénomènes de la division cellulaire, ce serait sortir de notre cadre. Cette question de cytologie générale sera du reste traitée plus loin, d'une manière approfondie, par J. B. CARNOY dans son mémoire sur la division cellulaire chez

(1) Voir à ce sujet J. B. CARNOY : *La Biologie cellulaire*, p. 236.

(2) Voir id. Loc. cit. — LEYDIG : Loc. cit., parle du noyau des *Lithobius* à la page 85 et 97; nous y renvoyons le lecteur. Son interprétation diffère beaucoup de la nôtre.

les arthropodes (1); on trouvera dans ce travail la description des particularités extrêmement intéressantes que présente la division des cellules-mères des myriapodes et des arthropodes en général.

Un peu plus tard, au commencement de mars par exemple, le tube testiculaire d'un animal adulte renferme un nombre beaucoup plus considérable de cellules. A part la disparition complète des enclaves albuminoïdes, leur aspect a peu varié. Leur réseau toutefois a gagné en finesse et en régularité, et les prolongements qu'elles portent s'observent maintenant plus nombreux et plus longs.

Des recherches presque journalières nous ont permis de saisir, dans la multiplication de ces cellules-mères, un redoublement subit d'activité vers le milieu de juin. Alors, pendant une dizaine de jours, les cellules en division y sont beaucoup plus fréquentes; toutes les préparations en contiennent, et parfois en grande quantité.

Enfin, vers cette même époque mais surtout en juillet, la lumière du tube testiculaire est remplie par un amas de filaments de toutes formes et de toutes dimensions. Les uns sont lisses et réguliers, les autres, variqueux; beaucoup sont isolés, d'autres sont groupés. Certains d'entre eux sont formés d'une masse de protoplasme homogène, tandis que leurs voisins présentent des différentiations internes; on en trouve même qui ont déjà l'aspect des spermatozoïdes achevés.

Leur ensemble constitue un lacis inextricable, véritable forêt de lianes où l'observateur ne s'avance qu'avec bien des difficultés; il se voit exposé à chaque instant à perdre la piste qu'il y suit sur un sentier qui se ramifie de tous côtés. Car, à l'enchevêtrement des cellules spermatiques en voie de transformation, s'ajoute encore, pour le dérouter dans ses recherches, leur extrême délicatesse et la multiplicité des modes particuliers suivant lesquels les processus généraux s'y déroulent. C'est ce que pourront constater ceux qui nous feront l'honneur de contrôler nos recherches.

Nous ne pouvons nous empêcher d'exprimer ici tout l'étonnement que nous avons éprouvé, en constatant que ces belles cellules filamenteuses n'ont attiré jusqu'ici l'attention d'aucun observateur !

Genèse des cellules spermatiques.

Nous avons représenté, Pl. 1, une série de figures, dans laquelle nous nous sommes efforcé de synthétiser les résultats de nos investigations. Leur interprétation va nous occuper pendant quelques instants.

(1) Voir plus loin : *La cytodiérèse chez les arthropodes*, par J. B. Carnoy.

Comment la cellule-mère de la FIG. 1, prise comme point de départ, va-t-elle donner naissance aux cellules spermatiques ?

Deviendra-t-elle multinucléée, pour subir ensuite le phénomène de la formation endogène, phénomène qui s'observe si communément dans les cellules-mères chez les insectes, les arachnides et une foule d'autres animaux ?

Non; telle n'est pas la destinée de cette cellule.

A aucune époque de l'année, en effet, nous n'avons observé sur les métrocytes d'autre mode de division que celui de la segmentation proprement dite; la formation endogène fait totalement défaut chez tous les chilopodes que nous avons étudiés jusqu'ici.

L'évolution des cellules-mères du *Lithobius* ne comprend donc que des phénomènes de segmentation; mais ce mode de division y présente des particularités intéressantes. La cellule-mère de la FIG. 1 va se segmenter ; bientôt ses deux cellules-filles feront de même, et ce phénomène pourra s'observer dans tous leurs descendants jusqu'à la naissance d'une dernière génération de cellules qui ne se segmenteront plus, mais qui se transformeront directement en spermatozoïdes.

Si la dernière segmentation se fait à la manière ordinaire et s'achève aussitôt, les cellules spermatiques seront de petites cellules entièrement libres, et semblables à celle que nous représentons dans la FIG. 2.

Le sort du noyau, pendant la dernière segmentation qui donne naissance à ces cellules, ne nous est pas bien connu. Ce qni nous paraît certain, c'est que sa membrane ne se reforme pas; on voit en effet assez souvent de petites cellules isolées, ayant les mêmes dimensions que celle de la FIG. 2, et munies seulement d'un nucléole-noyau identique à celui qui se reforme, dans les cellules-mères, aux dépens des couronnes polaires de la caryocinèse.

Toutefois on rencontre aussi des cellules semblables, où la membrane nucléaire s'est reconstituée, et qui, par conséquent, renferment un noyau complet ; mais cette membrane se résorbera, au début de la métamorphose en spermatozoïdes, et il ne restera du noyau que le nucléole.

Cependant, au lieu de s'achever immédiatement après la première division nucléaire qui s'accomplit dans la cellule-mère, la segmentation du protoplasme peut tarder à se parfaire. C'est à cette particularité qu'il faut rattacher l'origine des groupements cellulaires semblables à ceux que nous représentons dans les FIG. 6, 7 et 8. On remarquera en effet que, dans la FIG. 6, les deux cellules jumelles sont encore unies par leur plaque cellulaire *a*, *b*. Que cette plaque vienne à se cliver, et les deux métrocytes deviendront libres. Ce cas doit s'observer fréquemment; mais il arrive aussi que ce clivage est différé, assez longtemps pour que les deux cellules puissent entrer à leur

tour en division avant de se séparer. Telle est l'origine de ces chaînes de cellules dont nous donnons un exemple dans la FIG. 7, et que l'on rencontre assez souvent dans le testicule, à partir du mois de mai. On voit en *a*, *b*, la plaque cellulaire primaire, celle de la première division, et, en *a'*, *b'*, les deux plaques secondaires, ou de la seconde division; toutes trois sont encore traversées par des restes du fuseau caryocinétique dans lequel elles se sont établies.

On se demande instinctivement quelle sera la destinée ultérieure de ces cellules?

Ces cellules sont, ou bien des métrocytes, ou bien des cellules spermatiques.

Si ce sont des métrocytes, elles ne tarderont pas à se séparer, pour subir encore un certain nombre de segmentations.

Lorsqu'elles réprésentent des cellules spermatiques, deux cas peuvent se présenter. Le clivage des plaques vient-il à se produire sur le champ? les cellules, dégagées de leurs adhérences, deviennent des cellules spermatiques libres, semblables à celles dont nous figurons la métamorphose dans la série des FIG. 2, 3, 4, 5, et qui ont pu naître aussi, nous l'avons vu, par une segmentation binaire ordinaire, mais plus rapidement achevée. Le clivage est-il différé? les cellules spermatiques subissent les premières phases de leur métamorphose en conservant leurs adhérences. La FIG. 8 nous montre un groupe dans lequel les cellules ont déjà subi un commencement d'allongement qui, en s'accentuant d'avantage, le conduira à une phase analogue à celle qui est indiquée dans la FIG. 9. Entre temps, la division cellulaire s'achève, et les filaments spermatiques ne conservent plus entre eux que des rapports de voisinage; ils preuvent encore rester accolés pendant un certain temps, mais sans plus adhérer l'un à l'autre : ce stade est représenté dans la FIG. 19.

On trouve aussi des groupes semblables de cinq à huit cellules. L'origine de ces groupes n'est pas douteuse; il s'y est fait une ou plusieurs segmentations de plus que dans celui que nous avons pris pour exemple. Le faisceau de six filaments, visible dans la FIG. 18, dérive sans doute d'un amas de six cellules.

La série des FIG. 10, 11, 12, 13, 14 et 15, marque une suite de stades appartenant à un mode un peu différent de division de la cellule-mère. Le premier terme de cette série, FIG. 10, est une métrocyte uninucléée et portant quatre prolongements. A première vue, ces prolongements paraissent analogues à ceux que l'on remarque si souvent sur les métrocytes jeunes, ainsi que nous l'avons dit précédemment p. 42; cependant il n'en est rien.

Les premiers n'étaient que de simples pseudopodes rétractiles, disparaissant avec facilité dans la masse du protoplasme.

Ceux ci sont fixes et possèdent une destination particulière : *ils vont devenir des spermatozoïdes.*

Ce qui nous permet de leur assigner cette signification, c'est la présence d'un filament *a, x*, qui s'ébauche au sein de leur protoplasme, et qui deviendra le filament axial du spermatozoïde.

Nous voyons dans la FIG. **11** une cellule analogue, mais qui est parvenue à un stade plus avancé; les prolongements se sont développés en longueur et les sillons qui les séparent entament profondément le corps de la cellule. En outre on y remarque, non plus un noyau, mais quatre nucléoles-noyaux, issus de la division du noyau primitif. Que ces filaments continuent leur croissance, et bientôt cette cellule passera par des phases semblables à celles que nous représentons dans les FIG. **12** et **13**.

On voit, dans les trois figures susmentionnées, le corps cellulaire, qui porte les quatre filaments, se réduire de plus en plus, à mesure que ces derniers s'accroissent, et la masse de son protoplasme passer insensiblement dans les prolongements. En même temps les sillons, qui séparent la base de ceux-ci, gagnent les faces latérales, puis l'extrémité opposée de la cellule, ainsi qu'on peut le voir surtout dans la FIG. **10**. Ces sillons étranglent donc de toutes parts le corps cellulaire et tendent à en produire la scission en quatre parties. Lorsque ce processus sera achevé, les quatre filaments deviendront indépendants; et ainsi se trouvera de nouveau réalisé le stade de la FIG. **19**, que nous avons signalé déjà comme le dernier terme d'un autre mode de segmentation.

Les FIG. **14** et **15** démontrent que les mêmes phénomènes peuvent donner naissance à deux spermatozoïdes seulement; ce cas est toutefois beaucoup plus rare.

Il n'est pas difficile de se représenter les métamorphoses qu'a dû subir une cellule-mère ordinaire, pour arriver au stade de la FIG. **17**. La division de son noyau l'a conduite d'abord au stade de la FIG. **16** : elle est devenue binucléée; puis la division de ses deux nouveaux noyaux s'est produite sans que le protoplasme ait donné le moindre signe de sa division ou de la formation des spermatozoïdes. Le développement de ces cellules ne nous est pas connu; mais on peut admettre que, à un moment donné, leur protoplasme, sortant de sa longue inaction, entre en division, pendant que la membrane des quatre noyaux se résorbe. Elles passeraient ensuite par des phases analogues à celles que nous venons de décrire en interprétant les FIG. **10**, **11**,

12 et **13**, c'est-à-dire qu'elles donneraient naissance à quatre cellules spermatiques possédant chacune un nucléole-noyau.

Nous avons rencontré des cellules plus grandes encore, et contenant cinq ou six noyaux ; mais leur rareté est telle que nous sommes portés à regarder leur formation comme une aberration tératologique plutôt que comme un fait normal.

Tels sont les phénomènes que nous avons observés dans les cellules-mères du *Lithobius*. Ils représentent les quatre modes principaux de la multiplication des métrocytes et de la genèse des cellules spermatiques. Nous avons des raisons de croire que la segmentation peut y présenter encore d'autres modifications.

Ainsi les rapports entre les métrocytes et les cellules spermatiques, ou, si l'on veut, la formation des spermatozoïdes, sont fort variables :

1. Tantôt le spermatozoïde commence déjà à se dessiner sur une métrocyte, avant même que le noyau ne présente le moindre vestige de division, et il est ébauché longtemps avant que la cellule spermatique se soit individualisée (FIG. **10**).

Nous trouvons donc ici la réalisation de l'un des cas exceptionnels auxquels nous faisions allusion plus haut. En effet la production des quatre filaments, qui précède la division du noyau, est bien le commencement de la division du protoplasme, car ils sont les homologues des cellules spermatiques des FIG. **2** à **5** et **7** à **9**, et méritent déjà ce nom, bien que les sillons séparateurs ne soient pas encore achevés.

2. D'autres fois la formation du spermatozoïde est moins précoce; c'est seulement sur des cellules spermatiques parfaitement individualisées, quoique adhérentes encore l'une à l'autre, qu'elle se manifeste avec évidence (FIG. **7**, **8**, **9**).

3. Il arrive aussi que les cellules spermatiques, entièrement émancipées, ne présentent pas la moindre trace d'étirement; telles sont ces petites cellules que nous avons signalées comme un premier terme auquel ferait suite la série des FIG. **2**, **3**, **4**, **5**.

4. Enfin l'indication des premiers vestiges du spermatozoïde, est tellement retardée, que, même après la formation des quatre noyaux dans la cellule-mère, rien ne fait présager leur apparition future, que rien ne fait soupçonner encore l'individualisation des cellules spermatiques. Ce cas est rare; il est présenté par les cellules multinucléées dont nous avons parlé tout-à-l'heure, p. 45.

C'est un fait digne d'attention que l'existence de ces divers modes de

segmentation des cellules contenues dans un même testicule, et vivant par conséquent dans les mêmes conditions de milieu. Pourquoi le noyau, qui semble agir pendant la division comme un centre d'attraction sur la masse de protoplasme, comprise dans un certain rayon autour de lui, donne-t-il des marques de son activité à des moments si divers? Ou bien, si l'on n'admet pas cette influence, pourquoi le protoplasme met-il plus ou moins d'empressement à se découper à l'entour des noyaux? Ce sont là des faits auxquels la science actuelle ne peut donner une interprétation satisfaisante.

La division de la cellule-mère, dont le premier stade est esquissé dans la FIG. **10**, est des plus intéressante au point de vue de la cytodiérèse.

Elle présente en effet deux particularités qui s'observent rarement, surtout dans les cellules animales; nous voulons dire : 1° la précocité de la division du protoplasme qui s'indique, comme dans les spores d'*Anthoceros* et les macrospores d'*Isoetes* (STRASBURGER), avant celle du noyau et, 2° la segmentation simultanée d'une cellule en quatre cellules de même valeur. Nous nous contenterons de signaler ces particularités, sans entrer, à leur égard, dans des considérations qui n'ont pas rapport à notre sujet.

Avant de commencer l'étude de la deuxième étape, résumons succinctement les phénomènes que nous venons d'exposer.

La multiplication des métrocytes, au début de l'activité testiculaire, se fait toujours par simple segmentation, c'est-à-dire que la division du protoplasme y suit régulièrement la division du noyau; la multiplication endogénique ne s'observe donc pas chez le *Lithobius*.

Plus tard, lors de la formation des cellules spermatiques, les rapports entre la division du protoplasme et celle du noyau *deviennent variables*. En effet :

La division du protoplasme s'ébauche parfois avant la division du noyau (FIG. **10, 11, 12, 13**);

Elle peut ne commencer qu'après la formation des nucléoles-noyaux (FIG. **2** à **5**); et alors, tantôt elle s'achève immédiatement, tantôt elle ne se parfait que plus tard;

Enfin la division du protoplasme, beaucoup plus tardive encore, ne se produit qu'après la reconstitution complète des quatre noyaux dans la cellule.

Dans tous ces cas, la segmentation présente des particularités diverses qui proviennent, comme on a pu le voir, de cette circonstance, qu'elle s'y confond plus ou moins avec les phénomènes de la transformation de la cellule spermatique en spermatozoïde.

Deuxième étape.

La transformation de la cellule spermatique du *Lithobius* en spermatozoïde comprend, comme chez la plupart des animaux, deux séries de phénomènes : 1° *une modification dans sa forme générale;* 2° *des différentiations internes.*

1° *Changement de forme de la cellule spermatique.*

Ce changement se réduit à un simple étirement. Il se manifeste souvent, au début, par la production d'un prolongement mince (FIG. 2 et 3, 10, 11, 14); mais, d'autres fois, il se fait par un allongement plus régulier de toute la masse de la cellule (FIG. 8), qui garde alors à peu près la même épaisseur sur toute sa longueur (FIG. 9, 12).

Ainsi que le montrent nos figures, l'étirement que subit la cellule spermatique, pour prendre la forme du spermatozoïde, est toujours unipolaire au début.

Le nucléole-noyau occupe toujours en effet l'une des extrémités de la cellule étirée, aussi bien dans le cas ou les cellules spermatiques sont libres (FIG. 3), que dans celui où elles sont groupées (FIG. 9). Cette extrémité ne s'allonge pas tout d'abord; c'est seulement à un stade plus avancé qu'elle pourra s'accroître un peu en sens opposé (FIG. 11 et 19).

Par la suite, la plupart des filaments deviennent variqueux et moniliformes; à des renflements plus ou moins développés, souvent vacuoleux et ne présentant plus que des traces de protoplasme qui tapissent leurs parois, on voit succéder des étranglements et des portions amincies.

Enfin ces renflements disparaissent et la cellule devient filamenteuse. Toutefois certaines cellules spermatiques gardent, à tous les stades de leur développement, la forme d'un fuseau régulier, plus ou moins effilé à ses extrémités, et arrivent ainsi à la forme du spermatozoïde adulte (FIG. 9, 18).

En même temps qu'elle s'étire, la cellule spermatique augmente de volume. On peut s'en convaincre en comparant les dimensions des cellules représentées, dans les figures 2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, à divers états de leur développement.

2° *Différentiations internes.*

Ces différentiations intéressent le noyau aussi bien que la protoplasme.

A. *Phénomènes qui ont pour siège le noyau.*

Dans le mémoire qui va suivre, J. B. CARNOY fait voir que, lors de la division nucléaire des cellules-mères du *Lithobius*, la membrane du nucléole-

noyau se forme très tôt, et de la même manière que la membrane des noyaux ordinaires; tandis que la membrane nucléaire proprement dite s'y établit tardivement, et à une grande distance du nucléole-noyau dans le protoplasme cellulaire.

Lors de la dernière division nucléaire de la cellule-mère, celle qui donne naissance aux cellules spermatiques, la membrane du noyau, dans la plupart des cas, ne se reforme plus, sans doute parce que, au moment où cette division s'opère, la cellule spermatique est déjà trop avancée dans son évolution (FIG. 8, 10, 11, 12, 14); en effet, nous l'avons vu plus haut, elle s'organise seulement quand la division du protoplasme est fort en retard sur celle du noyau FIG. 17. D'ailleurs cette membrane est destinée à disparaître; car on ne la retrouve plus dans les spermatozoïdes en voie de formation.

Ainsi, que cette membrane ait toujours fait défaut, ou qu'elle ait disparu en se résolvant, la cellule spermatique possède un nucléole libre au sein de son protoplasme (FIG. 9 et 19). Plus tard, à un moment donné de l'évolution de cette cellule, la membrane du nucléole entre elle-même en résolution. On trouve bientôt alors les fragments du filament nucléinien plongés dans la masse du cytoplasme. La FIG. 2 nous montre un nucléole dont la membrane est déjà en partie détruite. Dans le stade suivant, cette membrane a complètement disparu. La FIG. 19 montre les mêmes phénomènes dans l'extrémité antérieure de quatre cellules spermatiques. Trois des nucléoles qu'on y aperçoit (1, 3, 4) ont déjà perdu leur membrane : leurs bâtonnets nucléiniens sont plongés dans une aire plus claire que le protoplasme ambiant, et qui est due au plasma nucléolaire, non encore fusionné avec le protoplasme cellulaire. Le nucléole de l'autre filament (2) est au contraire encore intact; néanmoins il subira le sort de ses congénères.

Les bâtonnets nucléiniens, mis en liberté par la dissolution de le membrane, ne tardent pas à se disperser et à se répandre dans la masse plasmatique, comme on le voit dans les FIG. 4 et 5. Là, ils se débitent d'abord en petits fragments qui se colorent encore par le vert méthyle, FIG. 5; mais, tôt ou tard, il devient impossible de retrouver, dans la cellule spermatique, le moindre vestige de nucléine. Il est probable que celle-ci s'y dissout complètement; à moins qu'elle ne se réduise en corpuscules trop petits pour être decelés, au milieu des granules de l'enchylema, par le vert de méthyle. En tout cas, aucun des éléments du spermatozoïde adulte ne se colore plus sous l'influence de ce réactif.

B. *Phénomènes qui ont pour siége le protoplasme.*

Ces phénomènes consistent dans la formation d'un filament, qui court longitudinalement dans l'axe du spermatozoïde, et d'une spirale qui tapisse la surface interne de sa membrane.

1. Le filament axial apparaît ordinairement avant la spirale. Les FIG. **3, 4, 5, 10, 11, 13, 14, 15** nous le montrent en effet ébauché, ou même tout formé, tandis que la spirale n'existe pas encore.

En étudiant la formation de ce filament, dès l'apparition de ses premiers rudiments, on peut se convaincre qu'il est un produit de la différentiation du réseau plasmatique. Les FIG. **10, 11** et **14** en laissent apercevoir, à l'intérieur des prolongements spermatiques, des tronçons à peine dessinés. Ces tronçons ne sont pas encore des cordons nettement limités ; ils sont plus minces et moins réfringents que le filament adulte.

De plus on voit s'en détacher des fibrilles extrêmement ténues, qui semblent se continuer avec le réseau plasmatique dans lequel elles se perdent en divergeant. Ces faits sont d'une observation délicate. Pour les constater, il est nécessaire de faire usage d'un bon objectif à immersion homogène, et de traiter convenablement les matériaux. Une bonne précaution à prendre, pour étudier la première apparition de ces tronçons, c'est d'éviter le contact de l'eau, car, lorsqu'on fait arriver ce liquide sur une préparation de sperme frais, les plus jeunes de ces rudiments disparaissent en quelques instants : il semble qu'ils font retour au réseau plasmatique ordinaire.

Pour les voir, on peut d'abord utiliser la coagulation spontanée, c'est-à-dire examiner les cellules spermatiques six ou dix heures après la mort de l'animal, soit dans leur plasma, soit dans l'eau pure, soit dans un liquide fixateur.

La fixation par la chaleur, obtenue en plongeant le testicule entier dans l'eau à 90° pendant quelques secondes, est aussi un bon moyen pour les déceler. L'acide osmique rend le protoplasme trop opaque, même quand il ne noircit pas trop les cellules; le sublimé corrosif a le même défaut.

La formation du filament axial est le résultat d'un processus, souvent mis en œuvre par la cellule, et dont nous allons esquisser les traits principaux. Au moment où le protoplasme va organiser ce filament, on voit certaines trabécules du réseau plastinien s'orienter longitudinalement, et s'accoler de manière à former un tractus qui s'allonge et s'épaissit de plus en plus. Une fois achevé, le corps filamenteux qui en résulte parait formé d'une substance homogène. Il faut donc admettre, ou bien que les mailles qui s'unissent pour le constituer, comme on le voit par exemple dans la FIG. **11**,

se fusionnent intimement, ou bien que l'enchylème interposé se transforme en une substance hyaline qui enrobe le squelette réticulé.

C'est d'ailleurs par un processus semblable que se forme le filament caudal des spermatozoïdes de la plupart des animaux.

Un certain rapport nous paraît exister entre la formation du filament axial et l'apparition de ces espaces clairs et aqueux, espèces de vacuoles à contours mal limités, dont nous avons déjà signalé la présence dans les renflements des cellules spermatiques (FIG. **13**, **21**, **22**, **25**) .Il est rare en effet de rencontrer le filament axial plongé dans une masse de protoplasme, homogène dans toute son étendue; la FIG. **20** nous en montre pourtant un exemple.

Le filament axial reste toujours mince; mais la substance qui le constitue, et qui est sans doute de l'élastine ou de la chitine, lui donne de l'élasticité et une grande solidité. Son accroissement en longueur n'est pas en rapport avec celui de la cellule spermatique, il est beaucoup considérable. Aussi, ne peut-il d'abord s'y loger qu'en se pelotonnant dans les renflements, ainsi qu'on peut le voir dans les FIG. **13**, **21**, **22** et **25**; mais, à mesure que la cellule spermatique se développe, il devient rectiligne. Il garde toutefois, pendant longtemps encore, une tendance à s'allonger. Ce qui le démontre, c'est que, très souvent, on le voit sortir par l'extrémité du spermatozoïde que l'aiguille a brisé pendant les manipulations (FIG. **24**, *xx*); ce fait s'observe même sur des spermatozoïdes adultes, recueillis dans les vésicules seminales.

Cette tendance du filament axial à l'allongement joue-t-elle un rôle dans l'étirement de la cellule spermatique? On peut l'admettre. Mais cette cause n'est évidemment pas la seule qui agisse dans la production de ce phénomène, car, dans bien des cas, cet étirement se produit déjà longtemps avant l'apparition d'aucune différentiation au sein de la cellule (FIG. **8**, **9**, **12**, **18**, **19**).

2. Les FIG. **20** et **21** montrent des spermatozoïdes pourvus d'un filament axial, et dans lesquels la spirale est en voie de formation.

Dès les premiers moments qui suivent son apparition, cette spirale se dessine comme un fil mince, enroulé dans la cellule spermatique, et appliqué contre la surface interne de sa membrane. Ses tours sont alors très rapprochés, tellement qu'ils se touchent pour ainsi dire (FIG. **21**, **22**).

Quelque temps après, le fil s'élargit et prend la forme d'un ruban aplati, dont les spires s'espacent à mesure que le spermatozoïde s'allonge. Dans le spermatozoïde arrivé à maturité il redevient plus étroit (FIG. **24**).

Comme les premiers rudiments du filament axial, la spirale, à son dé-

but, doit à être traitée avec précaution; nous l'avons vu disparaître après un séjour de quelques instants dans l'eau. Il est bon, pour en étudier la formation, de n'employer que des matériaux bien fixés.

L'apparition de cette spirale est due aussi à un phénomène de différentiation du protoplasme, et l'examen des éléments spermatiques, fait en coupe optique, nous permet d'en étudier les divers stades.

Nous représentons, dans la FIG. 22, un tronçon de spermatozoïde vu de cette façon, et dans lequel se dessine la première ébauche de la spirale. La partie inférieure de cette coupe nous montre la membrane de la cellule spermatique, avant l'apparition du filament spiralé; elle y est formée d'une substance très réfringente, et possède une épaisseur uniforme, mais assez considérable. Dans la partie supérieure de la coupe, cette membrane est taillée en arêtes régulières qui font saillie à l'intérieur du tube. Ces arêtes représentent la section des spires qui viennent d'y faire leur apparition; ces spires sont encore très rapprochées. En amenant la surface de ce filament au foyer du microscope, on obtient une image semblable à celle de la FIG. 21.

Dans la FIG. 25, on voit un filament examiné de face en *A*, et en coupe optique en *B*. La spirale est ici plus avancée dans son développement : elle a maintenant la forme d'un cordon aplati, ainsi que l'indique la vue de face aussi bien que la coupe optique, et ses tours sont beaucoup plus espacés.

Un coup d'œil comparatif jeté successivement sur la région supérieure et sur la région inférieure des deux figures 20*B* et 22, nous permettra de constater que la spirale *dérive de la portion interne de la membrane cellulaire*. Cette membrane, telle que nous la représentons, est formée de deux parties, que leur égale réfringence ne permet pas de distinguer l'une de l'autre. La première, située à l'extérieur, est très mince : c'est elle qui ferme les espaces que les tours de spire laissent entre eux. La seconde, l'interne, est beaucoup plus épaisse : c'est elle qui se découpe en spirale.

La couche externe représente la membrane primaire, congénère de la cellule elle-même. Dès son origine, elle paraît formée d'une substance très résistante et réfractaire vis-à-vis des réactifs chimiques, voisine sans doute de l'élastine ou peut-être de la chitine. Quant à la couche interne, elle est de formation secondaire; car elle apparait tardivement, au moment où la spirale va se former. La couche périphérique du protoplasme, l'utricule primordial de MOHL si l'on veut, subit alors une modification; elle devient plus dense, épaisse et brillante, et se distingue nettement par ces caractères du protoplasme ambiant. Néanmoins cette couche demeure vivante et active. La délicatesse de la spirale qui s'y découpe, délicatesse qui est si grande,

comme nous l'avons vu, indique assez qu'elle ne se transforme que progressivement et lentement en substance réfractaire, élastique ou chitineuse.

Les figures **15**, **21**, **22** et **24** indiquent que la spirale apparaît en même temps sur divers points du spermatozoïde, qui demeurent séparés par des zones ne montrant encore aucune trace de différentiation; ces zones ne tarderont pas néanmoins à subir, à leur tour, la même métamorphose.

Les phénomènes des deux premières étapes sont identiques chez les Géophiles, à part la formation de la spirale; celle-ci n'existe pas en effet dans le spermatozoïde de ces animaux.

En résumé, la transformation de la cellule spermatique en spermatozoïde comprend plusieurs sortes de phénomènes :

1° *Un phénomène extérieur*, l'étirement de la cellule en un long filament. Cet étirement a un caractère unipolaire.

2° *Des phénomènes internes* qui sont multiples.

Dans le noyau :

a. La dissolution de la membrane nucléaire;
b. La dissolution de la membrane du nucléole-noyau ;
c. La dispersion des bâtonnets nucléiniens dans le protoplasme cellulaire;
d. La disparition de ces éléments nucléiniens.

Dans le protoplasme :

Chez les *Lithobius*,

a. La formation d'un filament axial, par la différentiation du protoplasme central;
b. La formation d'une spirale, tapissant la membrane primaire du filament, par la différentiation de la membrane secondaire.

Chez les *Geophilus*,

Cette spirale ne se forme pas.

Troisième étape.

Le spermatozoïde, à sa maturité, est un filament régulier, effilé à ses deux extrémités, à l'intérieur duquel on aperçoit un fil axial, rectiligne et une spirale également très régulière, contenant le premier dans son axe. Nous en représentons (FIG. **24**) un tronçon, pris dans la partie moyenne.

Ces filaments sont extrêmement longs et minces : leur diamètre transversal est d'environ 2 microns.

On n'y distingue rien qui puisse être comparé à la tête des spermatozoïdes ordinaires; le vert de méthyle ne colore en effet aucune de ses parties.

Les spermatozoïdes des chilopodes sont donc bien différents des spermatozoïdes ordinaires.

Nous n'avons pas cherché à vérifier l'assertion de FABRE qui prétend avoir vu les mâles suspendre, dans leurs galeries souterraines, de petites masses de sperme au moyen de filaments soyeux, produits sans doute par la coagulation du plasma spermatique. D'après le même auteur, les femelles recueilleraient ces amas de sperme. Quoi qu'il en soit, nous avons trouvé constamment les vésicules copulatives des femelles, remplies de spermatozoïdes. Ces derniers y sont dans le même état que chez le mâle : on y voit la spirale et le filament axial. Nous y avons cependant observé une modification : ils ont perdu leur élasticité et leur flexibilité, et ils sont devenus très cassants.

A la troisième étape, il y a une différence caractéristique entre les Lithobies, et les Géophiles; *chez les derniers les spermatozoïdes se réunissent en spermatophores.* La FIG. 25 représente un de ces corps.

Comme on le voit, ce sont des disques formés par l'enroulement d'un certain nombre de spermatozoïdes dont les circonvolutions limitent un espace central, vide et hyalin. Ces paquets de spermatozoïdes sont enveloppés dans une gaîne qui est formée d'une substance albuminoïde homogène et transparente.

Nous avons rencontré des spermatophores à divers stades de leur formation : c'étaient des anneaux de spermatozoïdes, semblables à celui qu'on voit dans la FIG. 26, mais dont le nombre de filaments était moins considérable, et qui n'étaient pas encore entourés d'une enveloppe albuminoïde.

Il est probable que ces groupements de spermatozoïdes se font, à l'aide de mouvements propres, exécutés par ces derniers. Leur enveloppe résulte apparemment de la coagulation du plasma de la vésicule séminale, à la périphérie du disque : coagulation qui est produite, sans doute, par un ferment présure, distillé par les spermatozoïdes eux-mêmes. Malgré leur profonde différentiation, il n'est pas douteux que ces cellules filamenteuses soient vivantes et capables de secréter, comme de présenter bien d'autres phénomènes physiologiques.

II.

Insectes.

Les phénomènes des deux premières étapes présentent une grande uniformité chez les différents ordres d'insectes.

L'évolution des cellules-mères et celle des spermatozoïdes possèdent, il est vrai, dans chaque groupe, un facies particulier; mais les processus de la multiplication et de la différentiation, qui s'y déroulent, y sont toujours essentiellement les mêmes; les différences que l'on y observe ne portent que sur les détails.

La première étape se caractérise toujours, à la fois, par de phénomènes de segmentation binaire et des phénomènes de formation endogène.

Dans la seconde on distingue, comme chez les myriapodes :

1° Un changement de forme de la cellule spermatique.

2° Des phénomènes de différentiation interne qui ont pour siège, les uns le noyau, les autres le protoplasme.

Nous placerons l'étude du noyau femelle à la suite de la seconde étape, parce que c'est seulement à la fin de cette période que ce corps problématique devient visible.

Quant à la troisième étape, elle présente au contraire des phénomènes très divers et variables, non seulement d'un ordre à l'autre mais aussi d'un genre à l'autre dans une même famille.

Méthode.

Nous avons employé partout les mêmes procédés opératoires dans l'étude des deux premières étapes et, malgré la diversité des objets auxquels touche l'étude de la troisième, nous n'avons dû, pour l'y adapter, apporter à cette méthode générale, que des modifications peu importantes.

Cette méthode est celle que nous avons indiquée déjà en parlant des myriapodes. Elle consiste à dissocier le contenu du testicule dans une atmosphère humide, et à faire agir sur les éléments spermatiques vivants la solution légèrement acide de vert de méthyle, avant de les fixer par les vapeurs d'acide osmique. En pratiquant la fixation avant la coloration, les résultats sont sensiblement les mêmes. Cependant nous ferons remarquer que l'on obtient alors une localisation moins nette de la matière colorante sur l'élément nucléinien : il arrive en effet souvent que le protoplasme

prend aussi une certaine coloration, tandis que la réaction du vert de méthyle, pour être parfaite, doit le laisser incolore.

C'est cette méthode qui nous a toujours donné les meilleurs résultats dans les recherches ayant pour objet l'élément nucléinien de la cellule.

Toutefois nous avons aussi, dans certains cas, employé la méthode des coupes microtomiques. On opère alors de la manière suivante. Le testicule entier ou sectionné en fragments, suivant ses dimensions, est plongé dans une solution particulière qui est ainsi composée :

HNO_3 à 46 B^é	3	volumes.
$C_2H_4O_2$ 15/85 H_2O	3	-
Hg Cl_2 sol. sat. aq. dist. . . .	31	-
Alcool 60°	10	-
H_2O	53	-
	100	-

On laisse séjourner l'objet pendant 10 à 15 minutes, dans 30 cc. environ de cette liqueur. Passé ce temps, on ajoute, en plusieurs fois, au liquide contenant les pièces, son volume d'alcool à 90°. On attend ensuite dix minutes pour les extraire et les porter dans l'alcool pur, au même degré, où ils sont conservés. Pour les colorer, on les enlève de cet alcool et on les porte dans l'eau distillée; aprés quelques minutes, elles tombent au fond du vase, et on les y laisse pendant un quart d'heure.

On décante alors le liquide, qui est remplacé par le vert de méthyle, le picrocarmin, l'alun carminé, la safranine en solution aqueuse sursaturée ou en solution alcoolique. L'emploi de cette dernière solution dispense évidemment du lavage à l'eau, mais elle nous a donné de moins bons résultats que la solution aqueuse.

On passe ensuite à l'alcool absolu et au chloroforme, et l'on enrobe les pièces dans la paraffine; en pratiquent cette dernière opération on a soin de ne pas dépasser la température de fusion de la paraffine.

Cette méthode ne nous a guère servi que dans l'étude des rapports des cellules.

Au besoin nous avons employé également, pour dissocier le contenu des testicules, le liquide suivant :

Na Cl. sol. à 10 o/o aq. dist. . . .	1	volume.
Sol. trés acide de vert de méthyle . .	1	-

Ce liquide rend plus facile la dissociation des colonies, mais il n'est pas favorable à l'étude du noyau.

Nous conservons généralement les préparations dans la liqueur de Ripart et Petit; seulement nous trouvons utile d'y remplacer le camphre par le thymol.

Enfin, la méthode suivante nous a paru avantageuse, dans certains cas, surtout pour la préparation des organes entiers assez opaques et en même temps délicats. Les pièces extraites à sec, comme d'habitude, sont exposées pendant quelques minutes à la vapeur d'alcool, puis colorées, et montées dans une solution conservatrice dont voici la formule :

Alcool à 60 p. o/o d'eau	=	60 cc.
Eau distillée	=	30 cc.
Glycérine	=	30 cc.
Sol. d'acide acétique cristall., à 15 p. 85 d'eau	=	2 cc.
Chlorure mercurique	=	0,15 gr.

Lorsqu'on a coloré au vert de méthyle il est bon, avant de luter la préparation, d'y ajouter une gouttelette de cette matière colorante.

A. Lépidoptères.

La durée de la vie, à l'état d'imago, est en général fort courte chez les lépidoptères; elle varie de quelques heures à quelques jours. Aussi, contrairement à ce que l'on observe chez tant d'autres animaux, ce n'est pas dans la forme adulte que se passent les principaux phénomènes de la spermatogénèse; c'est pourquoi l'observateur doit diriger ses recherches sur les deux formes qui précédent l'imago, la larve et la nymphe, s'il veut en étudier toutes les phases successives.

Chez certaines espèces, les phénomènes des deux premières étapes s'opèrent dans la larve, car on y trouve déjà, vers le moment de la mue nymphale, des spermatozoïdes presque achevés, bien que l'appareil génital y soit encore peu développé. Il en est ainsi généralement chez celles dont la nymphose dure peu de temps (*Vanessa*, *Chelonia*, *Liparis*, etc.).

Mais ailleurs, le testicule reste beaucoup plus rudimentaire pendant toute la période larvaire, tellement qu'il est fort difficile de l'y découvrir par la dissection. Aussi ne peut-on étudier sur cet organe que les toutes premières phases de la première étape : l'évolution des cellules-mères ne fait qu'y débuter; elle se poursuit dans la nymphe, où apparaissent également, plus tard, les premières cellules spermatiques. C'est dans la nymphe aussi que s'opère la première ébauche des spermatozoïdes; cependant ces

éléments n'arrivent à leur parfait achèvement que chez l'adulte. Ce deuxième cas s'observe chez les espèces qui passent à l'état de nymphe un temps considérable, comme celes qui ont des nymphes hivernantes. Toutefois quelques espèces, dont la nymphose est relativement de courte durée, se rangent aussi dans cette catégorie : telles sont certaines phalènes et certains bombycides.

Quelle que soit la période vitale à laquelle ils se produisent, les divers phénomènes de la spermatogénèse présentent, dans tous les lépidoptères, une uniformité si grande que nous pouvons nous borner, dans ce chapitre, à exposer d'une manière détaillée les résultats de nos recherches sur les deux genres *Pieris* et *Chelonia*; nous signalerons, à l'occasion, les légères différences que nous avons observées dans les autres genres.

Pour découvrir le testicule chez la larve de *Chelonia*, on fixe l'animal sur le dos, et l'on incise longitudinalement la peau, sur la ligne médiane ventrale. On enléve ensuite l'appareil digestif. On voit alors, en soulevant quelques lobes du tissu adipeux, deux corps réniformes, verdâtres et situés symétriquement de chaque côté du vaisseau dorsal, vers le huitième segment du corps. Ce sont les testicules. Nous n'avons pas à décrire ici la structure de ces organes et de leurs appendices, structure qui, du reste, varie avec l'âge de l'animal; nous n'avons à nous occuper que de leur contenu.

La préparations des éléments spermatiques ne présente d'ailleurs aucune difficulté. On enlève délicatement le testicule avec les pinces ; puis on le plaçe sur un porte-objet, dans une goutte de vert de méthyle. On perçe alors la glande avec la pointe du scalpel : il en sort un plasma dans lequel nagent les cellules spermatiques, que l'on écarte les unes des autres, au moyen des aiguilles, et que l'on fixe à la manière ordinaire.

Première étape.

L'état des éléments spermatiques, contenus dans la glande larvaire, varie avec l'âge de la larve. Parmi ces éléments, les plus jeunes qu'il nous ait été donné d'étudier, nous les avons trouvés sur des larves de *Chelonia*, écloses dans notre laboratoire, vers le milieu d'octobre.

Ces larves, âgées de dix jours au moment où nous les avons examinées, avaient à peine cinq millimètres de longueur. Leur testicule mesurait environ 1/4 de millimètre. La dissection d'un organe aussi tenu n'est pas sans difficultés. Cependant en dilacérant sous le microscope muni d'un faible système grossissant (A, 1, Zeiss) le testicule de ces jeunes larves, on en fait sortir quatre masses ellipsoïdales. L'emploi d'un objectif plus puissant fait voir

que ces corps sont composés d'un grand nombre de petites cellules agglomérées, contenues dans une mince membrane commune (FIG. 27).

Ce sont bien là, sans doute, les sphères que BESSELS (1) représente dans son mémoire sur le développement des glandes sexuelles des lépidoptères.

Voici comment BESSELS comprend la genèse de ces corps. La glande génitale dérive, d'après lui, des cellules polaires, étudiées précédemment par WEISMANN. Le développement de ces cellules, chez le mâle, aboutit d'abord à former deux capsules testiculaires munies d'un rudiment de canal excréteur, et remplies de cellules uninucléées en liberté. Ce stade s'observe avant l'éclosion de l'œuf.

Après l'éclosion, on trouve, dans chacune des deux capsules, les quatre masses ellipsoïdales dont nous avons parlé, et, à còtéd'elles, un certain nombre d'autres cellules libres. BESSELS pense que ces agglomérations se sont formées par l'union et l'agglutination d'un certain nombre de cellules primitives, jusque là isolées, du testicule embryonnaire.

Les cellules libres, qui persistent à côté des quatre massifs, ne sont pour lui qu'un résidu, destiné à disparaître, des cellules primitives; elles sont donc les homologues de celles qui ont pris part à la formation des massifs eux-mêmes. Ce n'est là, de la part de BESSELS, qu'une simple opinion interprétative, en faveur de laquelle il ne s'attache pas d'ailleurs à fournir de preuves.

Pour nous, sans avoir fait de la question une étude approfondie, nous croyons plutôt que ces amas de cellules sont de jeunes colonies, nées par voie endogène dans une cellule-mère; la membrane qui les enveloppe réprésente la membrane de cette même cellule. Ils sont en effet identiques à ceux dont on peut suivre la formation dans les larves plus âgées. De plus, ainsi que nous le verrons, les cellules qui constituent ces colonies primitives présentent, dans leur évolution, là même succession de phénomènes que celles de toutes les autres colonies.

Nous pensons donc qu'il faut rapporter la formation de chacune de ces agglomérations, non pas à l'union secondaire des cellules libres du testicule mais à la division endogène d'une seule cellule-mère; c'est-à-dire, en un mot, au processus qui s'observe le plus fréquemment durant la première étape de la spermatogénèse. Nous regardons les cellules indépendantes, qui remplissent la cavité des plus jeunes testicules, comme les métrocytes primordiales. Parmi ces cellules, quatre seulement deviennent fertiles et donnent

---

(1) BESSELS. *Studien u. d. Entw. d. Sexualdrüsen bei den Lepidpoteren.* Zeit. f. wis. Zool, t. 7, 1867, Taf. XXXII, FIG. 3, 4, 5, 6.

naissance par voie endogène aux colonies primitives (FIG. 27); les autres s'atrophient, ainsi que le dit BESSELS (1).

Cette interprétation, qui toutefois demande à être vérifiée par l'observation directe, nous paraît plus en harmonie avec l'évolution successive des cellules-mères, que l'hypothèse de BESSELS. L'union temporaire des cellules-mères, destinées à se séparer bientôt, est du reste un phénomène qui n'a jamais été constaté *de visu*, pendant la première étape de la spermatogénèse.

Avant d'entrer plus avant dans notre sujet, il nous paraît nécessaire de préciser, une fois pour toutes, le sens que nous attribuons à l'expression *formation endogène*. Ces mots s'appliquent en effet à un mode de multiplication cellulaire, qui a été interprété différemment par les auteurs. Dans ce travail, ils désigneront exclusivement le mode de multiplication qui comprend la série des phénomènes suivants :

1° *Divisions nucléaires.*

Le noyau unique de la cellule-mère se divise; les deux nouveaux noyaux se divisent à leur tour, et leurs descendants font de même, peu de temps après leur formation.

Tandis que se manifeste cette activité nucléaire, le protoplasme demeure inactif et comme étranger aux phénomènes qui se passent dans son sein; la cellule-mère devient donc multinucléée, et persiste comme telle pendant un certain temps.

2° *Division protoplasmatique.*

Le moment étant venu, le protoplasme entre tout à coup en activité : il se groupe autour de chaque noyau, se répartissant ainsi en autant de petites masses séparées, qui organisent bientôt à leur surface une membrane plus ou moins différentiée, et qui sont autant d'individus cellulaires nouveaux. Ce phénomène se produit simultanément, ou presque simultanément, autour de tous les noyaux de la cellule-mère.

Tel est donc, à notre avis, le travail qu'ont dû subir les quatre métrocytes primordiales qui sont devenues fertiles et qui ont donné naissance aux quatre masses ellipsoïdales, dont il a été question plus plus haut.

Recherchons maintenant quel sera le sort ultérieur des cellules-filles de cette première génération endogénique.

Ces cellules ce multiplient.

---

(1) Notons toutefois que, d'après METSCHNIKOFF, les cellules polaires ne donnent naissance qu'aux cellules germinatives, et non aux cellules des tuniques et du canal excréteur. S'il en était ainsi, il faudrait considérer les cellules polaires elles-mêmes comme les métrocytes primordiales.

En effet, si nous examinons le contenu testiculaire d'une larve un peu plus âgée, ayant environ 10 millimètres de longueur, nous y trouvons encore quatre colonies semblables, mais beaucoup plus volumineuses et renfermant un nombre beaucoup plus considérable de cellules. Cette augmentation, que l'on peut constater en comparant les FIG. 27 et 28, est due évidemment à la segmentation binaire des cellules-filles primitives. En dissociant les plus jeunes d'entre ces colonies, fournies par des larves de 10 nillimètres, opération qui exige assez de patience, nous ne sommes point parvenu à en dégager de cellule multinucléée, mais nous y avons observé, à différentes reprises, divers stades de la segmentation binaire.

La segmentation binaire est donc le mode de multiplication qui est mis en œuvre par les cellules-filles de première génération, au début de leur activité; c'est là un fait d'observation.

Les plus âgées d'entre ces mêmes colonies, c'est-à-dire les plus volumineuses, renferment au contraire, parfois déjà, quelques cellules multinucléées. Celles que nous représentons dans la FIG. 29 proviennent d'une colonie de cet âge. Plus tard le nombre des cellules multinucléées augmente de plus en plus, et celui des noyaux qu'elles hébergent devient aussi plus grand.

Mais tandis que la division nucléaire se poursuit avec activité, le protoplasme de ces cellules, s'il n'effectue aucun mouvement propre à la division, ne reste pourtant pas inactif : il se nourrit et augmente beaucoup de masse. Aussi la colonie tout entière prend-elle bientôt des dimensions beaucoup plus considérables.

La membrane qui l'entoure se dilate d'abord énormément, tout en s'épaississant un peu. Mais bientôt elle commence à subir, de la part des cellules qu'elle contient, une action destructive : elle est digérée et résorbée par ces cellules; c'est pourquoi elle ne tarde pas à disparaître complétement.

On peut trouver alors, mais seulement dans des larves plus âgées, ainsi que cela nous est arrivé une fois, des amas mamelonnés, formés d'éléments divers, restant encore adhérents les uns aux autres, sans plus être maintenus par une membrane. Ces amas, colonies prêtes à se dissocier, étaient formés par des cellules multinucléées, et surtout par des éléments plus avancés où la division du protoplasme s'était déjà effectuée, c'est-à-dire par de jeunes colonies de seconde génération.

Ces faits démontrent que, *si la multiplication des cellules-filles des métrocytes primordiales se fait d'abord par segmentation, ce mode y fait bientôt place à la formation endogène.*

Comment vont se comporter, à leur tour, ces métrocytes issues de la seconde génération endogène?

C'est ce que nous allons examiner, en étudiant le contenu du testicule des larves plus développées.

En dissociant sur un porte-objets le testicule d'une larve de *Chelonia*, peu de temps avant la mue nymphale, on en fait sortir un grand nombre d'éléments, parvenus à des stades de développement très divers. On y voit d'abord des cellules contenant un seul noyau (FIG. 32) : elles proviennent sans doute de la rupture de certaines colonies qui ont eu à souffrir de la manipulation; mais on y remarque beaucoup plus de cellules multinucléées possédant de deux à trente noyaux (FIG. 33 et 34), et une grande quantité de colonies, différant l'une de l'autre par le nombre autant que par la grandeur, la forme et la disposition de leurs cellules-filles (FIG. 30. 31, 35 à 39). A ces éléments se trouvent entremêlés des faisceaux de spermatozoïdes déjà très développés (FIG. 46).

Les noyaux de toutes ces cellules sont volumineux et contiennent un filament nucléinien, continu et assez gros, que nous représentons ordinairement en coupe optique. On trouve en général, aussi bien dans les cellules uninuclées des colonies, que dans les cellules multinucléées, que les noyaux sont d'autant moins volumineux que le nombre de divisions nucléaires s'y est multiplié (FIG 32, 33, 34, 35). La même remarque, concernant le volume, s'applique aux cellules elles-mêmes : elles sont d'autant plus petites dans une colonie, qu'elles y sont plus nombreuses.

La coëxistence de ces divers éléments prouve à l'évidence que, les métrocytes, à ce moment, sont encore en pleine multiplication endogénique. Il n'est point difficile, en effet, de disposer ces éléments dans un ordre naturel, et de reconstituer ainsi la série complète des phénomènes que présente ce mode de division. Aussi pensons-nous que, si DE LA VALETTE S[t] GEORGE n'avait pas porté spécialement son attention sur les phénomènes de la deuxième étape, il eût certainement reconnu la filiation de ces divers éléments, au lieu de se borner à en signaler l'existence.

La division du protoplasme dans les cellules multinucléées, se fait le plus souvent lorsque le nombre des noyaux s'élève à vingt-cinq ou trente; les plus jeunes colonies se composent en effet de vingt-cinq ou trente cellules. Toutefois, on en rencontre aussi de moins riches, dont le nombre de cellules est de moitié moindre.

En dissociant à demi une de ces jeunes colonies, on constate qu'il ne reste, entre ses cellules, que de très faibles traces de protoplasme : à peu

de chose près, tout le protoplasme de la cellule-mère est donc employé à la formation des cellules-filles.

A ce moment, les colonies constituent des masses sphériques ou ellipsoïdales *solides*.

A peine formées, mais après avoir toutefois augmenté un peu de volume, les cellules-filles commencent elles-mêmes à se multiplier. Leur entrée en activité se manifeste d'abord par la division de leur noyau. Ce phénomène débute et se poursuit avec une simultanéité remarquable, dans toutes les cellules-filles d'une même colonie : on a fréquemment sous les yeux des colonies, semblables à celles de la FIG. 31, dans lesquelles les noyaux de toutes les cellules sont en division, et souvent pour ainsi dire au même stade de la division, en même temps.

Il n'est guère douteux, pour nous, que les agglomérations de cellules dépourvues de noyau, dont LANDOIS signale l'existence, n'aient été des colonies dont tous les noyaux se trouvaient en division : les diverses phases de la caryocinèse échappent en effet facilement à l'observateur inattentif. On s'explique d'ailleurs facilement l'erreur de LANDOIS, en songeant à l'insuffisance des moyens d'investigation dont il pouvait disposer, il y a vingt ans.

La division du protoplasme, dans les cellules primitives des colonies, suit de près la caryocinèse : on le voit bientôt, en effet, s'étrangler entre les deux nouveaux noyaux; mais ce phénomène est loin de se présenter, dans toutes les cellules-filles, avec la même simultanéité et le même ensemble que la division nucléaire.

Beaucoup de colonies jeunes présentent ces phénomènes de segmentation; jamais on n'y voit de cellules multinucléées. Nous retrouvons donc ici la loi que nous avons établie plus haut au sujet des colonies primitives : *la multiplication des cellules-filles se fait d'abord par segmentation.* Qu'il nous soit permis de faire remarquer, que cette multiplication des cellules-filles par segmentation, au sein des colonies, est un fait qui, jusqu'ici, n'a été signalé par aucun observateur, à notre connaissance du moins. C'est une lacune que présentent même les travaux de MEYER, BESSELS et LANDOIS, qui ont le plus porté leur attention sur l'évolution des métrocytes.

Tout en se multipliant, les cellules de la colonie se nourrissent, augmentent de volume et se disposent en une seule couche pariétale, limitant une sphère régulière, creuse, ne contenant dans sa cavité centrale qu'un liquide hyalin, des traces de protoplasme et, parfois aussi, quelque cellule

égarée. MEYER (1), en 1849, avait déjà reconnu cette constitution des colonies. DE LA VALETTE S[t] GEORGE (2), au contraire, les décrit comme des sphères, possédant, une membrane multicellulaire, dont la cavité est remplie de cellules; ces cellules internes constitueraient même, à elles-seules, les éléments spermatiques de la colonie. Il suffit d'amener au foyer du microscope le plan équatorial de ces sphères, pour reconnaitre qu'elles sont creuses; du moins si l'on se sert de matériaux bien fixés, et non écrasés par le couvre-objets. Toutefois, pour lever tous les doutes à cet égard, nous en avons fait des coupes microtomiques. Celle que nous représentons dans la FIG. **31**, a été exécutée à travers une colonie tirée du *Bombyx rubi*. On y voit les éléments rangés en épithélium, et limitant une cavité vide de cellules.

Quant à préciser quels sont les moments mécaniques qui interviennent dans la formation de ces sphères creuses, c'est une question qu'il n'est pas plus facile de résoudre, pour le cas présent, que pour la formation des vésicules blastodermiques. Nous n'insisterons pas sur ce point.

La simultanéité que nous avons signalée dans la division nucléaire des diverses cellules d'une colonie s'altère bien vite : elle ne s'observe déjà plus lors de la division des noyaux de deuxième génération. Les rapports de temps, entre la division du noyau et la division du protoplasme y deviennent aussi plus variables encore que précédemment : la seconde commence bientôt à rester en retard sur la première, et l'on voit apparaitre les cellules multinucléées.

On peut trouver alors dans une colonie, à côté de cellules uninucléées dont le noyau est resté à l'état quiescent, des cellules présentant tous les stades de la caryocinèse et enfin, des cellules multinucléées. Aussitôt que ces derniers éléments ont fait leur apparition, les colonies, si régulières au début, se modifient notablement : leur cavité se déforme et se remplit bientôt de cellules à divers états de développement. La suite de l'évolution des métrocytes ne laisse pas de doute sur le sort ultérieur de ces cellules multinucléées : toutes sont destinées à donner naissance à une nouvelle colonie.

La formation endogène remplace donc bientôt la segmentation binaire dans les cellules-filles des colonies subséquentes, comme dans celles des colonies primaires et secondaires, d'où elles sont issues.

---

(1) MEYER. Loc cit.

(2) DE LA VALETTE S[t] GEORGE. Archiv f. mik. Anat.

Parmi les colonies de toute grandeur que renferme le testicule, à cet âge, il s'en trouve un certain nombre qui présentent des caractères particuliers : les cellules qu'elles renferment sont beaucoup plus petites, et en même temps plus nombreuses que celles de toutes les colonies que nous avons examinées jusqu'ici, à part, toutefois, les colonies primitives (FIG. 28). La FIG. 35 en représente un exemple.

Ces colonies constituent un élément nouveau que l'on n'observe pas dans les larves plus jeunes.

Leurs faibles dimensions ainsi que l'accroissement numérique de leurs cellules, résultent de ce que la segmentation a été poussée plus loin qu'elle ne l'est normalement dans les colonies des générations précédentes. De plus, la formation endogène n'y vient plus remplacer la segmentation : en effet il ne s'y forme plus de cellules multinucléées, la division du protoplasme s'y faisant toujours peu de temps après celle du noyau. Lorsqu'elles ont atteint un nombre déterminé on les voit subir certains changements morphologiques. La FIG. 36 nous montre une colonie semblable, à demi dissociée : les cellules y ont subi déjà un commencement d'allongement. Dans la FIG. 37, elles sont plus allongées encore et ont pris la forme d'un fuseau régulier. Ces modifications, qui sont le prélude de leur transformation en spermatozoïdes, nous permettent de reconnaître en elles les cellules spermatiques. On peut s'en assurer en jetant les yeux sur les FIG. 38, 39 et 44, qui réprésentent des stades plus avancés de leur développement.

Tels sont les phénomènes de la première étape chez les lépidoptères. Les figures que nous en donnons, n'ont rapport qu'aux genres *Chelonia*, *Pieris* et *Bombyx*; mais ces phénomènes sont semblables dans beaucoup d'autres genres.

Le fait qui caractérise cette étape, c'est la succession régulière de la formation endogène et de la segmentation binaire dans les cellules-mères.

Avouons toutefois que n'ayant pas constaté, avec autant de certitude que sur les colonies primitives, l'existence de cette succession dans les diverses colonies que contiennent les larves âgées, nous n'affirmons pas que ce rythme soit, dans tous les cas, rigoureusement observé. Nous ne serions même pas étonné si l'on venait à constater que, dans certains cas, les cellules-filles deviennent multinucléées dès leur entrée en activité, sans avoir préalablement subi la segmentation. La segmentation et la formation endogène ne sont, en effet, que deux modes particuliers, deux manières d'être de la division cellulaire. Ils ne diffèrent entre eux que par le retard, plus ou moins grand, apporté dans la division du protoplasme sur la division

du noyau. On conçoit sans peine que certaines causes, internes ou externes, puissent provoquer ou empêcher ce retard, et amener ainsi le remplacement de l'un des modes par l'autre. Une variation aussi minime n'étonne pas lorsqu'on songe à l'infinie variété de moyens que la cellule met en œuvre pour arriver à ses fins.

Néanmoins, nous pensons que le premier mode est, de loin, le plus généralement employé.

Il ne nous est pas possible de déterminer le nombre de générations endogènes successives, qui précèdent l'apparition des colonies de cellules spermatiques. Ce nombre n'est certainement pas inférieur à trois; mais nous ne pourrions décider s'il est fixe ou variable. Il nous paraît toutefois qu'il est plutôt variable, et que, dans certains cas, il pourrait bien dépasser de beaucoup le chiffre précédent, qui doit être regardé comme un minimum. Cette question n'a du reste, que peu d'importance.

Rappelons que Bessels, le seul auteur qui ait signalé la répétition des formations endogènes dans les cellules-mères, y admet deux ou trois générations successives.

Résumons, en terminant cette étude de l'évolution des cellules-mères, la série de phénomènes qui caractérise cette première étape :

1° Les cellules-mères. qui remplissent les testicules de l'embryon des lépidoptères, à leur éclosion, sont des métrocytes primitives : quatre d'entre elles seulement deviennent fertiles.

2° Ces quatre cellules donnent naissance, par voie endogène, aux quatre colonies primitives.

3° Au début de l'activité des cellules-filles de cette première génération la division du protoplasme suit de près la division du noyau : elles se segmentent en deux cellules nouvelles.

4° Un peu plus tard, la division du protoplasme reste en retard sur la division du noyau : les cellules, nées par segmentation dans la colonie, deviennent multinucléées. A un moment donné, la division du protoplasme s'opère : elles donnent naissance aux colonies de deuxième génération.

5° La répétition des mêmes phénomènes, segmentation et formation endogène, s'observe dans l'évolution de toutes les métrocytes. Le nombre des générations endogènes, dont le testicule est le siège, ne peut être inférieur à trois; mais il est probablement plus considérable.

6° Dans certaines colonies, la segmentation est poussée plus loin et la formation endogène ne se produit plus. Les nombreuses petites cellules qu'elles renferment constituent les cellules spermatiques, dont l'ensemble formera bientôt un faisceau de spermatozoïdes.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

Ce changement de forme consiste en un simple allongement, qui est poussé jusqu'à transformer la cellule en un mince filament. Les FIG. **36** à **39**, représentent des colonies de cellules spermatiques à divers stades de leur élongation.

Le fait que l'on trouve toujours le noyau à l'une des extrémités de la cellule en voie d'étirement (FIG. **37**), indique assez que cet allongement est unipolaire, comme chez les chilopodes. Les FIG. **37**, **38** et **39** nous montrent que, dans une colonie de cellules spermatiques issues d'une même cellule-mère, ces éléments s'orientent tous de la même manière; tous présentent en effet leur extrémité nucléaire, ou céphalique, dirigée vers le même pôle de la cellule-mère. Ce fait ne devient sensible que dans des colonies assez avancées, car, au début de l'étirement, il est difficile de juger de leur orientation. Il nous a semblé toutefois qu'à ce moment, ils sont disposés suivant le rayon de la sphère qu'ils constituent, et dirigent vers le centre de celle-ci leur extrémité allongée. C'est seulement, par suite de leur croissance, qu'ils se disposent parallèlement les uns aux autres, et font ainsi passer la colonie de la forme sphérique à une forme cylindrique.

Aussi longtemps que leur développement ne dépasse pas le stade représenté dans la FIG. **37**, les cellules spermatiques se distinguent facilement l'une de l'autre, mais, plus tard, elles semblent se fusionner. C'est ainsi que dans le stade de la figure **38**, comme dans tous les stades plus avancés, il n'est plus possible de les discerner qu'à leur extrémité antérieure; on n'aperçoit dans tout le reste de la colonie qu'un écheveau de filaments minces, plongés dans une masse de protoplasme. Il semblerait alors, si l'on ne connaissait les stades antérieurs, que le filament caudal, ou axial, de tous les spermatozoïdes se découpe dans une seule masse protoplasmatique, restée indivise, ou dans une syncytium résultant de la fusion des cellules spermatiques.

Cette apparence est due à l'accolement intime de ces cellules, à la minceur extrême de leur membrane, et surtout à la présence d'une masse considérable de protoplasme qui les enrobe comme dans une glu. L'illusion se dissippe lorsqu'on dissocie ces colonies : on peut y voir alors, comme dans notre FIG **39**, les cellules spermatiques parfaitement distinctes les unes des autres. Cette FIG. **39** représente, à l'état de dissociation, une colonie un peu moins avancée que celle de la FIG. **38**.

Nous prions le lecteur de remarquer que, à partir du n° 35, toutes les figures sont dessinées sous un grossissement plus fort (1/12, 4).

On observe, vers la fin du développement, que l'extrémité céphalique de la cellule spermatique s'allonge à son tour, bien que faiblement, comme cela se voit chez les *Lithobius*, p. 48; ainsi, à cette époque, l'étirement se fait aux deux pôles, mais il se fait inégalement. La partie antérieure, ainsi formée plus tardivement, restera toujours distincte de la partie située en arrière du noyau. Cette dernière, beaucoup plus longue, constituera la queue; la première, située en avant du noyau, constituera le *segment procéphalique* du spermatozoïde. Pendant que l'on voit surgir, dans le protoplasme et le noyau de la cellule spermatique, les différentiations internes que nous étudierons bientôt, le segment caudal et le segment procéphalique continuent à s'allonger, et à s'amincir en se régularisant. Notons enfin que les segments procéphaliques prennent de bonne heure, comme les têtes elles-mêmes, une forme linéaire et une direction parallèle, ainsi qu'on le remarque dans les FIG. **45**, **46** et **47**.

II. Différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

Les noyaux des cellules spermatiques ont des dimensions bien inférieures à celles qu'ils atteignaient généralement pendant la première étape.

A part cette différence de volume, ces noyaux ne présentent encore aucune particularité remarquable au début de l'allongement des cellules. Ils ont la structure ordinaire des noyaux typiques : on y observe un filament nucléinien entortillé, très mince, continu ou fragmenté (FIG. **35** à **40**).

Mais bientôt des changements se manifestent dans leur structure : toutes les anses, ou tous les fragments du filament, se soudent et se fusionnent. On trouve alors l'élément nucléinien réuni en une seule masse sphéroïdale, en apparence homogène. Cette petite sphère (FIG. **41**) est contenue dans une capsule dont la paroi représente la membrane du noyau. On conçoit aisément que cette sphérule, résultant de la fusion intime de toutes les anses nucléiniennes, ne puisse plus remplir complétement la cavité nucléaire, et qu'elle y laisse un certain espace inoccupé. Cet espace, compris entre la membrane et la sphérule, contient un liquide hyalin et quelques granules, faibles restes du caryoplasma.

Ces masses solides de nucléine se colorent très intensément par le vert de méthyle, tandis que le reste de la cavité nucléaire demeure parfaitement incolore.

Il survient bientôt des changements dans la forme de la sphère nucléinienne. Elle devient ovoïde (FIG. **42**), puis fusiforme (FIG. **43** et **44**); enfin, son allongement continuant toujours, elle se transforme en un filament très mince, ainsi qu'on le voit dans les FIG. **45**, **46** et **47**. Elle constitue alors la tête du spermatozoïde.

Ce changement morphologique de la masse nucléinienne est connexe d'un changement semblable qui s'observe dans le noyau tout entier. En effet celui-ci passe également, peu de temps après, de la forme sphérique à la forme allongée et amincie qu'il présente dans les FIG. **43** et **44**. En même temps sa cavité se rétrécit; elle est déjà très faible dans le stade indiqué par la FIG. **44**, et, dans les figures suivantes, elle a complètement disparu. C'est ainsi que la membrane du noyau arrive à enserrer étroitement la masse nucléinienne, et finit par ne plus être discernable. Cette portion, formée par le noyau, constitue la tête du spermatozoïde, en prenant cette expression dans le sens que nous avons défini. Elle se rattache en avant au segment procéphalique, et en arrière, au segment caudal.

On peut voir, dans la FIG. **36**, plusieurs stades successifs de la transformation du noyau en tête. Les noyaux de la FIG. **38** appartiennent à des cellules plus allongées; néanmoins ils sont tous à un stade moins avancé, car on y voit partout l'élément nucléinien affecter encore la forme filamenteuse. Ces faits démontrent que les phénomènes, qui ont pour siège le noyau, s'opèrent à des moments divers de l'évolution de la cellule spermatique.

B. Phenomènes ayant pour siège le protoplasme.

Tandis que l'étirement des cellules spermatiques se fait, on voit apparaître au sein de leur protoplasme, un filament axial, identique à celui dont nous avons décrit la formation chez les *Lithobius*. La petitesse des cellules, autant que les manipulations auxquelles on doit les soumettre, pour les isoler, rendent difficile l'étude de sa formation. Nous ne doutons pas, toutefois, qu'il ne résulte de la réunion des trabécules du réticulum plasmatique, comme nous l'avons dit en parlant des chilopodes. Il apparaît en divers points du protoplasme par tronçons qui se rejoignent plus tard (FIG. **41**). Ainsi élaboré, ce filament axial se développe et s'étend bientôt dans toute la longueur du spermatozoïde. En avant, il se rattache au noyau, ainsi qu'on peut le voir représenté dans les FIG. **40, 42, 43**.

Le moment de l'apparition du filament axial n'est pas rigoureusement le même pour tous les spermatozoïdes. La FIG. 40 le montre déjà bien formé dans un spermatozoïde dont le développement est encore peu avancé. La longueur de ce spermatozoïde, comme de tous ceux de la colonie d'où il est tiré, ne dépassait guère en effet celle que nous donnons dans cette figure au filament axial, *ax*; et son noyau présentait encore un boyau nucléinien parfaitement distinct. D'autres fois au contraire, ainsi que nous le représentons dans la FIG. 39, on rencontre des colonies dont les spermatozoïdes, beaucoup plus développés que les précédents, ne possèdent pas encore de filament axial. On en voit même dans lesquels l'élément nucléinien est déjà fusionné en une seule masse, et où cependant l'œil ne distingue pas le moindre vestige de ce détail intérieur.

A mesure que la cellule spermatique s'allonge, elle devient ordinairement variqueuse, et présente des espaces vacuoleux comme celle des *Lithobius*. Il semble que le protoplasme, employé à la formation du filament axial, laisse des vides dans les parties les plus épaisses de la cellule.

Bientôt tous les renflements disparaissent. La membrane cellulaire s'applique intimement sur le noyau étiré aussi bien que sur le filament axial, et se fusionne avec eux; il devient dès lors impossible de la distinguer de ces deux éléments.

Nous n'avons pas observé de filament axial dans le segment procéphalique; nous pensons qu'il ne se forme pas dans cette région.

Élément femelle.

Ainsi que nous l'avons vu, il existe, entre les cellules de toutes les colonies qui sont représentées dans les FIG. 35 à 47, une certaine quantité de protoplasme ordinaire.

Ce protoplasme demeure peu abondant et difficile à mettre en évidence, aussi longtemps que l'allongement des cellules spermatiques ne s'est pas produit. Mais sa masse augmente beaucoup pendant les premières phases de la deuxième étape; il devient en effet bientôt visible en dehors du faisceau de spermatozoïdes.

Chez les *Chelonia*, il s'accumule au devant des têtes (FIG. 44); chez d'autres espèces, il se masse davantage sur les côtés. Il peut aussi devenir beaucoup plus abondant que chez les *Chelonia* : tel est, par exemple, le cas des noctuelles. C'est d'une noctuelle adulte qu'est tirée la FIG. 47 qui représente une colonie de spermatozoïdes, assez avancés déjà mais encore contenus dans une véritable cellule.

On voit apparaître dans le protoplasme antérieur des *Chelonia* (FIG. 44), un noyau, *nf* : c'est le noyau femelle.

Chez d'autres lépidoptères, on observe souvent plusieurs noyaux femelles, qui sont alors habituellement distribués sur les parties latérales du faisceau. Nous en représentons un exemple dans la FIG 45 (*Pieris brassicœ*). MEYER en a vu deux, toujours placés aux extrémités du faisceau, chez l'*Hyponomeuta variabilis*.

Le faisceau de spermatozoïdes est donc plongé dans une « masse » de protoplasme entouré d'une membrane, et logeant un ou plusieurs « noyaux; » c'est-à-dire dans une véritable cellule. C'est là un fait sur lequel nous reviendrons dans nos considérations générales.

Nous venons de parler de noyau femelle. L'origine de ce noyau nous est inconnue. Tout ce que nous pouvons en dire, c'est que nous ne l'avons jamais aperçu dans les colonies, avant que l'allongement des cellules spermatiques ne soit déjà très avancé. On peut admettre qu'il reste, jusqu'à un moment donné, caché dans la masse de ces cellules.

Nous n'avons pu nous assurer non plus si les noyaux multiples des piérides et de beaucoup d'autres lépidoptères, résultent de la division d'un seul noyau femelle primitif, où s'ils ont entre eux des rapports génétiques plus éloignés.

Quoi qu'il en soit, noyaux et protoplasme sont destinés à disparaître. C'est ainsi que, dans la nymphe des *Chelonia*, on ne trouve plus que des traces de protoplasme et que, le plus souvent du moins, le noyau femelle y est déjà résorbé.

Résumons brièvement, en terminant, les phénomènes que présente la deuxième étape chez les lépidoptères.

Ces phénomènes comprennent :

1° Un changement de forme de la cellule spermatique toute entière. Ce changement consiste en un allongement qui est unipolaire au début, mais qui devient bipolaire, dans une certaine mesure, par la formation du segment procéphalique.

2° Des phénomènes internes qui ont pour siège le noyau, à savoir :

A. La fusion de tout l'élément nucléinien en une seule masse amorphe.

B. L'étirement de cette masse en un filament qui constitue la tête du spermatozoïde et qui se rattache, en avant au segment procéphalique, et en arrière au segment caudal.

C. L'étirement concommittant de la membrane du noyau, qui bientôt s'applique étroitement sur la masse nucléinienne étirée.

3° Des phénomènes internes ayant pour siège le protoplasme.

Ils consistent dans l'élaboration ou la différentiation d'un filament axial,

contre lequel la membrane cellulaire vient s'appliquer pour se confondre plus tard avec lui.

4° La concentration, en dehors du faisceau de spermatozoïdes, d'une masse de protoplasme dans laquelle un ou plusieurs noyaux deviennent visibles.

Troisième étape.

Chez le mâle, on trouve le plus souvent les spermatozoïdes encore unis en faisceaux.

Les spermatozoïdes adultes sont toujours des filaments très longs et très minces. Leur tête ne se colore pas par le vert de méthyle. Ils sont généralement immobiles.

Il nous est arrivé une seule fois de voir des faisceaux de spermatozoïdes non dissociés, pris dans un mâle de *Bombyx mori* pendant l'accouplement et examinés dans le plasma spermatique, présenter des mouvements ondulatoires, assez peu rapides mais réguliers.

. L'addition d'une solution alcaline faible (K_2CO_3, Na_2HPhO_4) excite souvent, dans les spermatozoïdes, des contractions violentes qui se produisent parfois pendant un temps assez long; mais ces mouvements provoqués ne nous paraissent pas avoir ce caractère ondulatoire, régulier et rythmique des mouvements naturels que nous avons observés dans ce *Bombyx*.

Chez la femelle aussi nous avons trouvé souvent les éléments spermatiques encore unis; mais, d'autres fois, les faisceaux étaient rompus et les spermatozoïdes formaient une masse enchevêtrée. Les faisceaux que l'on trouve toujours non dissociés chez la femelle de certaines espèces, ne méritent pas le nom de spermatophores qu'on leur a parfois appliqué.

B. Coléoptères.

Chez les coléoptères, la formation des spermatozoïdes parcourt presque toutes ses phases dans l'insecte adulte. Le testicule est ordinairement si peu développé dans la larve et la nymphe, que la dissection la plus attentive ne parvient pas à l'y déceler. Il est même souvent dans un état encore très rudimentaire chez l'adulte pendant les premiers temps qui suivent la dernière métamorphose. Certains insectes toutefois, et entre autres plusieurs lamellicornes, les ténébrionides, etc., font exception : on trouve déjà dans leur nymphe des testicules assez développés; mais alors ces organes ne contiennent que des cellules-mères, dont l'évolution est peu avancée et ne dépasse pas les premiers stades de la période de multiplication.

D'une manière générale on peut dire que, dans les cœcums testiculaires des coléoptères adultes, on trouve les éléments spermatiques en formation d'autant plus avancée qu'ils sont plus près de l'orifice de ces canaux. Il est très facile de s'assurer de ce fait, qui trouve du reste sa démonstration dans nos FIG. 48, 49 et 50, représentant trois coupes d'un cœcum testiculaire de l'*Hydrophilus piceus*. La première (FIG. 48) est prise tout près de l'extrémité supérieure de ce cœcum : on n'y voit que des cellules multinucléées, *A*, et une seule colonie déjà formée, *B*. La seconde (FIG. 49), faite plus bas, contient des colonies dont les cellules sont déjà entrées en multiplication. La troisième (FIG. 50) a été prise à un niveau inférieur; on y remarque des éléments plus avancés, c'est-à-dire des cellules en voie de se transformer en spermatozoïdes.

On peut du reste constater le même fait, en examinant de face un cul-de-sac testiculaire.

Première étape.

Il ne nous a pas été possible de poursuivre, chez les coléoptères, l'étude des phénomènes de la première étape, d'une manière aussi complète que chez les lépidoptères. Nous n'avons pas observé en effet dans les insectes de cet ordre les colonies primitives, issues des métrocytes primordiales.

Les testicules les plus jeunes que nous ayons examinés renfermaient déjà beaucoup de petites cellules uninucléées. La FIG. 58 montre une des nombreuses cellules qui remplissaient la partie supérieure du testicule d'une jeune *Feronea anthracina*, et parmi lesquelles la segmentation binaire régnait encore. Plus bas, on trouvait dans le tube des cellules multinucléées (FIG. 61 et 62) et plus bas encore, des jeunes colonies nées par voie endogène (FIG. 63).

Les petites cellules de la partie supérieure ne méritent évidemment pas le nom de cellules-mères primitives; car leur nombre et l'activité avec laquelle elles se multiplient indiquent suffisamment que de nombreuses générations les séparent, au contraire, de leurs premiers ancêtres.

Il faudrait faire des recherches embryogéniques pour s'assurer si les cellules primitives ont subi, comme chez les lépidoptères, la formation endogène, ou bien si, dès leur entrée en activité, elles se sont mises à se segmenter. Mais, à notre grand regret, nous n'avons pu nous livrer à ces recherches; aussi ne sommes-nous pas à même, pour le moment, de faire

connaître avec certitude le mode de multiplication mis en œuvre par les métrocytes primitives.

Toutefois, n'ayant jamais observé, même dans les plus jeunes testicules, la moindre trace de membrane cystique, le moindre groupement cellulaire rappelant le processus de la formation endogène, nous sommes assez porté à croire que les cellules primordiales n'ont fait que se segmenter. Ce n'est là d'ailleurs qu'une simple opinion, car d'une observation négative nous ne voulons tirer aucune conclusion certaine. Du reste, le peu de valeur que l'on doit attribuer à la différence qui distingue les deux modes de multiplication cellulaire nous permet d'attacher peu d'importance à cette question.

Quel que soit le mode de multiplication des cellules-mères primitives, les faits nous montrent que les cellules engendrées par elles se multiplient d'abord par segmentation binaire, comme chez les lépidoptères. L'évolution de ces cellules ne diffère pas essentiellement de celle que nous avons décrite précédemment dans cet ordre.

Exposons d'abord quelques faits se rapportant à la suite de leur développement, durant cette première étape.

La première des trois figures représentant diverses coupes du tube testiculaire de l'hydrophile (FIG. 48), nous montre, en *A*, des cellules multinucléées et, en *B*, une jeune colonie déjà formée. Dans la seconde (FIG. 49), nous voyons également, en *A*, une cellule multinucléée : la division du protoplasme ne s'y est pas encore effectuée ; en *B*, la division du protoplasme vient de se faire; et en *C*, les cellules-filles sont déjà entrées en voie de multiplication, car leur noyau est en pleine division. Au sein de la colonie *D* la division est plus avancée : le protoplasme de certaines cellules présente un étranglement séparateur. Enfin en *E* la segmentation, plusieurs fois répétée, a donné naissance à une colonie, formée de cellules plus petites mais en revanche beaucoup plus nombreuses.

A un niveau inférieur à celui de la deuxième coupe, on trouvait les cellules coloniales en voie de se transformer en spermatozoïdes (FIG. 50).

Ainsi, le testicule que nous venons d'explorer ne renfermait aucune cellule uninucléée, libre et indépendante.

Ces faits s'expliquent facilement. Ils nous présentent toutes les phases de l'évolution d'une cellule-mère, depuis le stade de la cellule multinucléée jusqu'à celui du faisceau de spermatozoïdes en voie de formation.

Cette évolution comprend d'abord les phénomènes de la formation endogène, puis ceux de la segmentation binaire que subissent bientôt les cellules

formées par le premier de ces modes. Cette segmentation, se poursuivant pendant un certain temps, transforme les colonies jeunes et formées de cellulesassez grandes mais peu nombreuses, (FIG. 49), en colonies plus volumineuses et formées d'un nombre plus considérable de petites cellules, semblables à celle que nous voyons en *E* dans la même figure.

Pas plus chez l'hydrophile que chez la *Feronea anthracina*, nous n'avons pu étudier le mode de multiplication des cellules-mères primitives; nous n'y avons trouvé non plus, dans les testicules les plus jeunes, que de petites cellules se multipliant par segmentation. Nous n'avons jamais rencontré de cellules multinucléées, avant l'apparition de celles dont nous venons de parler. Or, un peu plus tard, on trouve toutes ces dernières transformées en faisceaux, jusqu'au sommet du tube testiculaire. Il est donc évident que toutes les cellules multinucléées, de même que toutes les colonies que contient le testicule, à ce moment (FIG 49), sont destinées à devenir des faisceaux de spermatozoïdes.

Les premières colonies qui apparaissent dans le testicule, à la suite de la période de segmentation, sont donc aussi les dernières : chacune de leurs cellules va devenir un spermatozoïde. En d'autres termes, nous n'avons observé chez l'hydrophile d'autre formation endogène que celle qui précède la naissance des cellules spermatiques; nous n'y avons pas constaté cette alternance répétée de générations endogènes et de segmentations, que nous avons décrite chez les lépidoptères.

Examinons maintenant les FIG. 66 et 67. Ces figures se rapportent à la première étape, chez la *Feronea nigerrima*. Dans la FIG. 66, on voit une cellule mère multinucléée de grande dimension, dont le protoplasme ne tardera plus à se diviser. Dans la FIG. 67 on remarque côte à côte, dans une même colonie, des cellules uninucléées, des cellules en segmentation, et des cellules multinucléées. Comment expliquer la présence simultanée de ces trois éléments ? Il est évident que cette colonie, comme celles de l'hydrophile, doit son origine à la formation endogène qui s'est accomplie au sein d'une cellule-mère multinucléée, semblable à celle de la FIG. 66. Ensuite ces premières cellules, nées par voie endogène, se sont multipliées par segmentation, comme chez les lépidoptères, l'hydrophile et une foule d'autres insectes et, au moment où nous les observons, quelques-unes subissent encore ce mode de division. Quant aux cellules multinucléées, ce sont sans doute des éléments à développement plus précoce que les autres : le retard de la division du protoplasme sur celle du noyau s'y est déjà manifesté. Leur pré-

sence à l'intérieur d'une colonie démontre qu'ici, contrairement à ce qui se passe chez l'hydrophile, plusieurs générations endogènes se succèdent dans le testicule, alternant sans doute avec des séries de segmentations. La grande quantité d'éléments multinucléées et de colonies, que nous trouvons plus bas dans le testicule, et la diversité qui se remarque dans leurs états de développement, nous portent à croire que de nombreuses générations y précèdent l'apparition des cellules spermatiques.

Le nombre des noyaux que contient une cellule-mère, au moment où s'opère la division, est variable d'une espèce à l'autre, et variable aussi dans un même individu. C'est ainsi que dans le *Feronea nigerrima*, à côté de colonies jeunes et formées seulement de dix ou de quinze individus, nous trouvons des cellules encore multinucléées, renfermant plus de vingt noyaux (FIG. 66), et devant, par suite, donner naissance à plus de vingt cellules-filles.

Nous avons fait des observations analogues chez un grand nombre de coléoptères : carabiques, chrysoméliens, longicornes, curculionides, tenebrionides, helopides, lamellicornes, dytiscides. Chez tous, nous avons observé suffisamment de faits pour qu'il nous soit permis de les ranger, au point de vue des phénomènes de la première étape, les uns avec l'hydrophile, les autres avec la *Feronea nigerrima*. Ces observations, jointes à celles que nous venons d'exposer en détail, nous permettent de résumer, comme il suit, les données que nous possédons sur l'évolution des cellules-mères chez les coléoptères :

1° Le mode de multiplication des cellules-mères primitives ne nous est pas connu d'une manière certaine. Les quelques indications que nous avons recueillies nous portent seulement à penser que ce mode s'identifie avec la segmentation.

2° Les cellules, issues de ces métrocytes primitives, se multiplient d'abord par segmentation binaire, pendant un certain temps.

3° Plus tard elles deviennent le siège de la formation endogène.

4° Chez certains coléoptères (*Hydrophilus*), les cellules, nées de cette première génération endogène, se segmentent à leur tour plus ou moins longtemps, et donnent ainsi naissance aux cellules qui vont devenir les spermatozoïdes.

5° Chez d'autres (*Feronea*), ces cellules se segmentent aussi, mais ne donnent pas encore naissance aux cellules spermatiques : elles deviennent multinucléées et produisent par voie endogène de nouvelles cellules-filles. Celles-ci se comportent de la même manière; et ce n'est qu'après une série plus ou moins longue de formations endogéniques, alternant avec des segmentations, que l'on voit apparaître les colonies de cellules spermatiques.

Deuxième étape.

I. Changement de forme des cellules spermatiques,

Ce phénomène se réduit, comme chez les lépidoptères, à un étirement progressif de la cellule spermatique en un filament très mince (FIG. **50**, **54**, **55**, **56** et **57**).

Cet étirement, chez plusieurs coléoptères, ne diffère en rien de celui que nous avons étudié dans les cellules spermatiques des lépidoptères : il est, dès le début, très prononcé du côté où se forme la queue, tandis que, du côté opposé, il ne se produit que plus tard et n'arrive qu'à former un segment procéphalique toujours assez court. Tel est le cas du géotrupe, dont nous représentons deux faisceaux dans les FIG. **74** et **75**. Chez cet insecte, on observe en effet un segment procéphalique (FIG. **75**) qui se racourcit un peu à mesure que le spermatozoïde approche de la maturité. On peut constater ce détail en comparant la longueur que possède ce segment dans le spermatozoïde mûr de la FIG. **82**, avec celle qu'il a sur ceux qui sont représentés sous un grossissement plus faible dans la FIG. **75**. Mais chez la plupart des coléoptères, comme chez beaucoup d'autres insectes, le segment procéphalique, quand il existe, reste d'ordinaire tellement court qu'on ne peut souvent l'y distinguer qu'à l'aide d'objectifs très puissants, et en faisant usage de matières colorantes appropriées. Parmi ces dernières, le vert de méthyle mérite la préférence; cependant on obtient aussi, quoique plus difficilement, un résultat satisfaisant à l'aide du carmin aluné qui, sans avoir les qualités du vert de méthyle sous le rapport du pouvoir électif, est le moins grossier de tous le réactifs carminiques.

Partout où ce segment n'est pas plus développé, on doit considérer l'allongement de la cellule spermatique comme unipolaire.

Chez la plupart des insectes du groupe qui nous occupe, tous les noyaux se placent à l'un des pôles du faisceau en voie de formation, ainsi que cela se passe chez les lépidoptères. Toutes les cellules spermatiques y sont donc orientées de la même manière, c'est-à-dire qu'elles dirigent toutes, vers la même extrémité du faisceau, leur pôle de grand allongement ou pôle caudal. Il en résulte que la colonie entière à un pôle céphalique et un pôle caudal.

Mais il n'en est pas de même partout. Chez certaines espèces on trouve, dans les premiers stades de la deuxième étape, la moitié des noyaux

groupés à une extrémité, tandis que l'autre moitié occupe l'extrémité opposée de la colonie. Les cellules qui contiennent ces noyaux, sont donc orientées en sens contraire : les unes ont leur extrémité céphalique d'un côté; les autres, de l'autre. Les extrémités caudales se regardent d'abord, mais plus tard, en s'allongeant, elles se glissent les unes entre les autres. A mesure que cet allongement se poursuit, les extrémités céphaliques s'éloignent et les extrémités caudales atteignent bientôt le pôle opposé. Il en résulte que chaque extrémité du faisceau loge alors à la fois les extrémités céphaliques d'un groupe, et les extrémités caudales de l'autre. Mais c'est là un fait dont il n'est pas aissé de s'assurer *de visu* : toutes ces cellules sont, en effet, très intimement accolées les unes aux autres, et contenues dans une masse de protoplasme qui en rend la distinction difficile. D'autre part, on a de la peine à dissocier ces colonies sans léser les spermatozoïdes; aussi, à la rencontre de ces faisceaux, se demande-t-on si leurs cellules sont bien orientées en sens inverse, ou si chacune d'elles ne possède pas deux noyaux, et par suite, si les spermatozoïdes n'ont pas deux têtes. Il est d'autant plus difficile de décider cette question, que les spermatazoïdes mûrs sont très minces et que, à ce moment, leur tête est devenu presque insensible aux réactifs colorants. C'est surtout en étudiant les jeunes stades que l'on peut se convaincre, qu'il n'y a dans ces faisceaux qu'un partage des cellules spermatiques uninucléées, en deux groupes orientés en sens inverse.

Cette disposition particulière des spermatozoïdes se retrouve normalement chez divers coléoptères indigènes. Nous l'avons observée chez l'*Helops caraboïdes* (FIG. 72 et 73), et chez les *Meloe variegatus* et *proscarabæus*.

On ne peut deviner la cause de cette opposition dans la direction du grand allongement de ces deux groupes de cellules, qui ont une origine commune, et paraissent vivre et se développer dans les mêmes conditions que celles des colonies spermatiques de tant d'autres insectes. Un fait qui la rend plus inexplicable encore à nos yeux, c'est la présence de faisceaux à double orientation chez les géotrupes, où la plupart des colonies présentent la disposition ordinaire : de deux préparations qui nous ont offert cette particularité, l'une renfermait cinq de ces faisceaux, l'autre en contenait deux. Malgré sa rareté, la rencontre de ces faisceaux exceptionnels, au milieu de colonies normales, paraît indiquer que leur production n'est pas exclusivement sous la dépendance des causes internes, mais qu'elle pourrait bien aussi dépendre de certaines variations dans les conditions extérieures; cependant nous ne sommes pas en état de préciser la part qui revient à ces diverses influences.

II. Phénomènes internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

Les phénomènes de la formation de la tête, qui sont essentiellement les mêmes chez la plupart des animaux, présentent chez les coléoptères quelques particularités peu importantes, que nous nous bornerons à signaler ici, sans répéter la description générale que nous en avons faite en parlant des lépidoptères.

Chez l'*Hydrophilus*, les choses se passent comme chez la *Chelonia*. On y voit toutes les anses ou les fragments du filament nucléinien se fusionner en une masse homogène, qui bientôt s'allonge et devient la tête; seulement le noyau commence déjà à s'allonger et à prendre la forme elliptique avant que cette fusion se soit produite. C'est ce que l'on peut voir dans plusieurs spermatozoïdes de la FIG. **50** *C*. La même figure nous montre en *E* un stade plus avancé : la masse nucléinienne est déjà bien allongée. Enfin, dans la FIG. **57**, elle est transformée en un filament aussi mince que la tête du spermatozoïde adulte, mais qui est encore contenu dans la membrane du noyau. A part la légère différence que nous venons de signaler, et qui du reste ne s'observe pas dans tous les cas, la tête du spermatozoïde s'y forme donc absolument comme chez les lépidoptères.

Ces phénomènes peuvent présenter les mêmes particularités chez le géotrupe. Nous avons toutefois remarqué dans cet insecte une autre variation de détail : nous voulons parler de la disparition de la membrane du noyau après la fusion de la nucléine en une masse amorphe. On trouve alors cette masse, de forme souvent très irrégulière, attachée à l'extrémité antérieure du filament axial du spermatozoïde, et plongée librement dans le protoplasme cellulaire. Les FIG. **76**, **77** et **78** nous montrent trois phases de ce développement; tandis que les FIG. **79**, **80**, **81** et **82** représentent, chez le même animal, divers stades de la formation de la tête d'après le mode que nous avons décrit chez la *Chelonia*.

Chez les coléoptères, comme aussi d'ailleurs chez d'autres insectes, les noyaux de certaines cellules prennent par le vert de méthyle une coloration uniforme, tout en laissant voir un filament ou des fragments nucléiniens : on dirait que leur enchylema contient de la nucléine en solution. D'autres noyaux — et ceci s'observe surtout dans les cellules spermatiques subissant déjà les phénomènes de la deuxième étape — ne présentent plus de corps nucléinien figuré; toute la nucléine semble être uniformément répandue dans le caryoplasma.

On peut produire dans les noyaux des modifications semblables, en leur faisant subir pendant quelques instants l'action des bases ou des sels alcalins. Mais les noyaux dont nous parlons n'avaient nullement subi l'action de ces corps, ni même celle de l'eau pure; quelle qu'en soit la cause, ces modifications se produisent donc naturellement dans le testicule.

Nous pensons que les noyaux des cellules spermatiques, qui sont dans cet état, peuvent reformer une sphère nucléinienne avant de se transformer en tête, parce que nous avons trouvé ces deux phases dans une même colonie. Mais on voit aussi la tête du spermatozoïde se former par un simple allongement de ces noyaux sans que la nucléine subisse de retrait. Toutefois les noyaux en question n'en éprouvent pas moins une diminution de volume correspondant à ce retrait, car, à la maturité, toutes les têtes ont les mêmes dimensions.

B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme.

Il apparaît dans le protoplasme de la cellule spermatique des coléoptères, comme dans celle des lépidoptères, un filament axial qui s'élabore suivant le processus précédemment décrit.

Les FIG. 79 et 80 nous montrent sa formation. Il naît, ici aussi, à des instants divers de la métamorphose du noyau et de l'allongement de la cellule spermatique. En effet certaines cellules, encore très courtes, présentent déjà un filament axial bien constitué, tandis que d'autres, beaucoup plus longues, n'en présentent pas de traces. D'autres fois on le voit s'attacher à un noyau ne présentant encore aucune modification ni dans sa forme, ni dans son contenu (FIG. 50*D* et 56); enfin on peut trouver aussi des noyaux dont la nucléine est fusionnée, dans des cellules où le filament axial n'est pas même ébauché.

Les FIG. 68 et 69 représentent des cellules testiculaires de la *Feronea anthracina*, contenant respectivement un, deux ou trois spermatozoïdes enroulés. Recherchons la signification de ces éléments.

Pour ceux de la FIG. 68, cette signification n'est pas douteuse : ce sont des cellules spermatiques qui n'ont pas subi d'allongement. Le spermatozoïde qu'elles contiennent est formé par le noyau, encore sphérique, et par le filament axial qui en constitue la queue à lui seul; la membrane de la cellule n'a donc pas été utilisée dans la formation de ce spermatozoïde. Nous avons vu, à différentes reprises, dans des cellules semblables, des spermatozoïdes presque achevés, et animés parfois de mouvements très vifs. De pareils éléments se rencontrent assez fréquemment chez certaines espèces, mais ils n'en constituent pas moins des exceptions à la

règle générale. On pourrait même les considérer comme des produits artificiels. On comprendrait en effet que de jeunes cellules spermatiques possédant déjà un filament axial, puissent, en absorbant de l'eau, se gonfler au point de reprendre la forme sphérique qu'elles affectent dans la FIG. **68**. Mais, si ces éléments empruntent leur origine à une altération, cette altération doit se produire naturellement dans les testicules comme les modifications du noyau, et que nous avons signalées plus haut, p. 81. Car nous avons trouvé de pareilles cellules en dissociant ces organes à sec dans la solution faible d'acide osmique qui, on le sait, ne produit jamais de gonflement. Ce sont probablement des éléments semblables que KÖLLIKER a figuré dans ses travaux de 1846 et de 1856, et qui lui ont fait considérer le spermatozoïde comme formé, soit à l'intérieur du noyau, soit dans la cellule par l'allongement du noyau, sans la participation du protoplasme.

Quant aux cellules de la FIG. **69**, ce sont des éléments dont la formation et la signification sont demeurées obscures pour nous. On pourrait les considérer comme des colonies avortées, n'ayant donné naissance qu'à deux ou trois cellules spermatiques qui se sont transformées en spermatozoïdes; ou bien comme des cellules qui possédaient deux ou trois noyaux, et qui ont organisé simultanément autant de spermatozoïdes sans que leur protoplasme ait subi de division préalable. Dans ce dernier cas, la membrane de la cellule n'aurait pris aucune part à leur formation, et, comme dans ceux de la FIG. **68**, leur queue serait constituée uniquement par le filament axial.

Nous n'avons pu reconnaître le sort ultérieur de ces spermatozoïdes contenus dans une vésicule. La membrane qui les renferme finit-elle par se résorber? ou bien les mouvements dont nous les avons vus animés leur permettent-ils de s'en dégager en la déchirant? Nous ne saurions le dire. Il n'est pas même certain pour nous que ces spermatozoïdes anormaux arrivent jamais à l'état de liberté et de maturité parfaite.

Élément femelle.

Le protoplasme dans lequel sont plongées les cellules spermatiques, paraît augmenter de masse pendant la période d'allongement; c'est en effet seulement vers le milieu de cette période qu'il devient visible, comme chez les lépidoptères. Il est plus ou moins abondant suivant les espèces (FIG. **53, 72, 75, 83, 93, 94** et **103**).

Il n'y a le plus souvent, chez les coléoptères, qu'un seul noyau femelle, qui se place généralement à la partie antérieure du faisceau; mais parfois il y en a plusieurs. Dans une chrysomèle, par exemple, nous en avons toujours trouvé deux qui sont très gros et blottis sur les côtés (FIG. **83**).

Ce noyau augmente beaucoup de volume, du moins dans certaines espèces; tel est le cas des chrysoméliens et surtout de l'hydrophile. La FIG. **53** nous le montre, chez ce dernier, beaucoup plus volumineux qu'il ne l'était dans le stade moins avancé de la FIG. **52**; mais il peut y atteindre encore des dimensions bien plus fortes.

Il est des espèces dans lesquelles il devient, comme chez d'autres animaux, l'*Arion rufus* en particulier, beaucoup plus riche en élément nucléinien. Telles sont les chrysomèles; mais ce fait est loin de se produire partout.

Le sort du noyau femelle n'est pas douteux chez certains coléoptères, comme chez les *Lampyris*, les *Melolontha*, les *Anomala*, les *Necrophorus* et d'autres, où on le voit s'atrophier, se résorber et disparaître. Il en est quelques-uns chez lesquels on éprouve de la difficulté à voir ce noyau. Ainsi, chez le *Geotrupes*, on est loin de l'observer dans tous les faisceaux; ce qui provient sans doute de ce qu'il y subit, comme le protoplasme, une résorption plus hâtive.

Ailleurs au contraire, comme chez l'hydrophile et d'autres genres, nous ne l'avons jamais vu, pas plus que le protoplasme de la colonie, donner des indices d'atrophie. Aussi gardons nous des doutes sur le sort et la fonction de cet élément chez les insectes.

En résumé, nous avons constaté, pendant la deuxième étape de la spermatogénèse des coléoptères, l'existence des mêmes processus généraux que chez les lépidoptères; nous avons remarqué cependant, dans les diverses espèces, quelques différences d'importance secondaire, savoir :

1° L'orientation en sens inverse, des deux moitiés de chaque colonie spermatique et, par suite, de chaque faisceau de spermatozoïdes, chez les hélopides et les méloïdes (FIG. **72** et **73**).

2° La brièveté souvent extrême du segment procéphalique, résultant de ce que l'allongement de la cellule spermatique demeure unipolaire jusqu'à la fin, tant est faible l'accroissement de sa partie antérieure.

3° La disparition, observée ça et la, de la membrane du noyau avant l'achèvement de la tête (FIG. **76** à **78**).

4° La formation, exceptionnelle et douteuse, d'un ou de plusieurs spermatozoïdes par le concours exclusif du noyau et du filament axial, sans participation de la membrane (FIG. **68** et **69**).

5° L'atrophie hâtive ou, dans d'autres espèces, l'accroissement remarquable du noyau femelle (FIG. **52**, **53** et **83**).

Troisième étape.

Le sperme des coléoptères, examiné chez le mâle à l'époque de la reproduction, est constitué souvent par une liquide filant, où s'agitent, comme dans celui des vertébrés, d'innombrables spermatozoïdes. Mais d'autres fois il forme un liquide plus épais, visqueux ou même presque solide, qui emprisonne les spermatozoïdes et les condamne à l'immobilité. Enfin chez beaucoup d'espèces, ces éléments, au lieu d'être disséminés en liberté dans le liquide spermatique, s'y trouvent rassemblés en groupes de grandeur et de forme diverses : ces groupes portent le nom de spermatophores.

1° La dissociation des faisceaux chez la plupart des espèces où les spermatozoïdes sont libres, s'opère pour ainsi dire naturellement. On y voit en effet les restes de la métrocyte de la colonie, c'est-à-dire les débris de la membrane, du protoplasme et du noyau femelle, se résorber et disparaître complètement. Que les spermatozoïdes aient eux-mêmes digéré et absorbé ces restes pour s'en nourir, ou que le liquide spermatique ait pris une certaine part à cette dissolution, il importe peu ; le fait est qu'on les trouve bientôt délivrés de leurs adhérences réciproques, et répandus dans le sperme où ils forment une masse enchevêtrée.

Mais ailleurs il nous a semblé que la mise en liberté des spermatozoïdes n'est pas due à la disparition du protoplasme qui les tient accolés en faisceaux : c'est ainsi que chez certaines espèces, et en particulier chez l'hydrophile, la colonie de spermatozoïdes tout entière abandonne les restes de sa métrocyte, sans en attendre la résorption totale, pour se disperser dans le plasma testiculaire.

2° Nous avons dit que les spermatozoïdes pouvaient aussi se grouper et former des spermatophores.

On peut rapporter à deux types les spermatophores que nous avons observés chez les coléoptères : les premiers sont constitués par un bouquet de spermatozoïdes, fixé sur un corps solide en forme de lamelle; les autres sont formés d'un axe filamenteux auquel les spermatozoïdes adhérent sur toute leur longueur.

Nous allons étudier successivement ces deux sortes de spermatophores :

A. Les spermatophores en bouquet.

B. Les spermatophores filamenteux.

A. Spermatophores en bouquet.

Les spermatophores en bouquet s'observent dans certains carabiques, par exemple dans les *Carabus auratus*, *auronitens*, *purpurascens*, le *Procustes*

coriaceus, le *Calosoma inquisitor*. C'est à ces espèces qu'appartiennent ceux dont nous figurons le développement (PL. IV, FIG. 80 à 104).

Pour se faire une idée du développement de ces spermatophores, il suffira de jeter un regard sur les séries de figures qui en représentent les diverses phases.

Le stade le plus jeune est celui de la FIG. 88. Cette figure représente une cellule multinucléée, c'est-à-dire un élément arrivé à la phase qui précède la formation des cellules spermatiques. La FIG. 93 nous montre un élément homologue au précédent, mais beaucoup plus développé : une colonie de spermatozoïdes presque mûrs. Malgré l'état avancé des spermatozoïdes, cette colonie a conservé la forme globuleuse; elle n'est pas encore étirée comme le sont le plus souvent les colonies de cet âge : ce qui résulte de ce que les filaments, au lieu de s'allonger parallèlement, se sont pelotonnés irrégulièrement à leur extrémité postérieure.

Plus tard, leurs têtes prennent une direction à peu près parallèle, en même temps qu'elles se massent et se serrent les unes contre les autres, ainsi qu'on l'observe dans les FIG. 89 et 94. Le noyau femelle qui présentait, depuis quelque temps déjà des indices de dégénérescence, ne tarde pas à s'atrophier complètement.

Entretemps la colonie subit un commencement de dissociation à son pôle caudal : la membrane de la métrocyte disparaît de ce côté. Elle est sans doute digérée par les spermatozoïdes, dont on voit maintenant les queues s'échapper au dehors, en divergeant un peu.

Dans les figures suivantes 90, 91, les têtes continuent à se rapprocher les unes des autres ; au stade de la FIG. 92, elles sont étroitement accolées. Les extrémités caudales ne suivent nullement ce mouvement des têtes; en effet on les voit toujours diverger et rester pelotonnées irrégulièrement.

Tandis que les têtes se rassemblent, il se forme, au-devant de leur extrémité antérieure, un mince bourrelet de protoplasme. L'apparition de ce bourrelet semble due à ce que le faisceau, tout en se massant, devient plus étroit et subit un léger mouvement de recul : phénomènes qui ont pour effet de laisser déborder, en avant et sur les côtés, le protoplasme de la celulle-mère, qui enrobait les spermatozoïdes. Ce bourrelet devient de plus en plus large, en même temps qu'il acquiert de l'homogénéité et un éclat particulier. Dans les stades suivants, il est visiblement incrusté d'une substance brillante, à laquelle il emprunte un aspect de plus en plus uniforme, et une réfringence de plus en plus vive (FIG. 91).

Il arrive aussi, qu'au lieu d'imprégner uniformément tout le protoplasme,

elle se dépose d'abord en gouttelettes irrégulières, ainsi que nous l'indiquons dans la FIG. **101**, au début de son apparition.

Cette substance est liquide, et n'enlève pas tout d'abord au protoplasme sa plasticité : ce dont il est facile de s'assurer, en observant les changements de forme qu'on peut lui faire subir en pressant sur le couvre-objets. Aussi n'est-il pas étonnant de voir cette production du protoplasme se modifier dans sa forme, pendant assez longtemps. On la voit en effet s'accroître de plus en plus vers l'arrière, en s'amincissant, et passer ainsi de la forme d'une languette à contour crénelé FIG. **96**, à celle d'une petite écaille oblongue, très mince et régulière FIG. **98**. Quelques stades intermédiaires de ce développement, sont représentés dans les FIG. **92**, **95** et **96**.

A mesure que l'écaille s'achève, la substance qui la constitue paraît se dessécher, et elle finit par acquérir la consistance et l'élasticité des formations chitineuses.

En malaxant vivement avec des aiguilles le contenu de la partie inférieure du canal déférent, on produit facilement la chute du faisceau de spermatozoïdes, et l'on obtient isolée l'écaille chitineuse, dont on peut alors étudier la forme et la structure. Sa surface porte ordinairement des stries longitudinales parallèles, qui ne sont autre chose que l'empreinte des spermatozoïdes. Sa forme varie d'après les espèces : chez les uns elle reste toujours assez courte, large et peu bombée; chez d'autres elle est plus étroite et plus fortement incurvée vers le haut. Le bord antérieur de l'écaille est toujours arrondi. Quant à l'extrémité postérieure, elle porte souvent des dentelures assez irrégulières, même lorsqu'elle est arrivée à maturité. Il arrive cependant que cette forme dentelée ne représente qu'un état intermédiaire; car, en s'achevant d'avant en arrière, l'écaille peut arriver à se terminer à son extrémité postérieure, comme en avant, par un contour arrondi (FIG **99**).

Ces spermatophores s'organisent dans la partie inférieure du canal déférent. Leur élaboration se résume, comme nous venons de le voir, dans la transformation des restes du protoplasme de la métrocyte en une petite écaille chitineuse, à laquelle les spermatozoïdes restent fixés.

Que faut-il penser du mécanisme intime de cette transformation? Il nous semble que la naissance de cette écaille doit être rapprochée de certains phénomènes de différentiation protoplasmatique : la formation des membranes cellulaires ou des cuticules, l'apparition des divers corps figurés tels que les nématocystes, etc. Toutes ces productions doivent leur origine au même processus. En effet le protoplasme parait se charger, dans la formation de l'écaille comme dans celle des corps dont nous venons de parler,

d'une substance possédant un indice de réfraction très élevé, substance qui en remplit les mailles et qui masque bientôt le reticulum plastinien.

Quoi qu'il en soit de ce rapprochement, l'écaille des spermatophores doit être considérée comme le produit de la transformation d'une masse de protoplasme vivant.

B. Spermatophores filamenteux.

Tous les spermatophores filamenteux ont une constitution semblable : ils sont formés d'un axe cylindrique sur lequel les spermatozoïdes sont fixés par leur extrémité céphalique.

Ces corps s'organisent toujours dans le canal déférent. Leur formation est précoce : à peine les cellules formatives, qui remplissent l'extrémité supérieure du tube testiculaire, sont-elles entré en activité, que déjà on peut observer, dans sa portion inférieure, des spermatophores en voie de développement. Nous nous contenterons de décrire leur formation chez la *Feronea anthracina*, ainsi que chez les genres *Helops* et *Loricera*.

Si l'on extrait avec précaution le tube testiculaire d'une jeune *Feronea* et si, après l'avoir déroulé, on l'examine au microscope, on observe que la portion supérieure, régulièrement cylindrique, est remplie d'éléments spermatiques à divers degrés de développement. Mais la portion inférieure présente, sur un côté du tube, un grand nombre de petits diverticulums, disposés obliquement par rapport à son axe, et superposés en une série rectiligne (FIG. 109). Toute la partie qui porte ces diverticulums ne renferme pas d'éléments spermatiques, au début de l'entrée en activité du testicule; elle ne contient qu'un liquide hyalin.

Pour étudier le contenu du testicule dans son état naturel, il est avantageux de traiter cet organe par la vapeur d'alcool pour en fixer les cellules, et de le colorer par le picrocarmin. Pour atténuer l'opacité que produit ce traitement ou monte le préparation dans la solution glycérinée indiquée page 58. En procédant de cette façon on constate que la cavité de certains diverticulums contient une substance visqueuse qui la remplit, qui en sort même et commence à descendre dans la lumière du canal déférent (FIG. 109).

Tous ces diverticulums sont en effet autant de glandes simples qui sécrètent un produit particulier. Ce produit est destiné à former l'axe des spermatophores.

A l'état frais, il se présente sous la forme d'une substance hyaline, très réfringente, visqueuse et filante, fort analogue sous tous les rapports à la

soie des larves d'insectes et des araignées. Nouvellement sécrétée, elle absorbe, avec une avidité au moins égale à celle de la nucléine, les matières colorantes telles que le vert de méthyle et les carmins, mais surtout ces derniers. Elle se montre très réfractaire aux agents chimiques : les acides ne l'attaque pas; quant aux bases, elles la dissolvent, du moins quand elles est sécrétée depuis peu, et seulement sous l'action de la chaleur ou par un contact prolongé. Ce sont là autant de caractères qui lui sont communs avec la substance que produisent les glandes séricifères des insectes ou les glandes filières des araignées.

On sait que la soie peu de temps après sa production, paraît se déshydrater; elle perd sa viscoscité et se transforme en une substance solide et élastique. En même temps elle devient encore plus difficilement soluble dans les réactifs chimiques, et perd aussi son affinité pour les matières colorantes. La substance produite par les diverticulums du canal déférent présente les mêmes particularités; aussi, sans vérifier si elle a bien la constition chimique de la séricine, nous la désignerons sous le nom de soie. A mesure qu'elle se forme au fond des diverticulums elle s'en écoule et descend dans le canal déférent où l'on trouve souvent tout un faisceau de longs filaments, semblables à ceux que nous représentons dans la FIG. **109**.

Plus tard ces filaments ne sont plus seuls à constituer le contenu du canal : les spermatozoïdes formés plus haut, et plus ou moins dissociés, descendent bientôt jusqu'à la région des diverticulums et la remplissent. En dissociant à ce moment le contenu du canal déférent, on obtient facilement divers stades de la formation des spermatophores; ces divers stades font l'objet de la série des FIG. **110** à **121**.

Les FIG. **110** à **116** nous montrent toutes un axe de soie garni d'une touffe de spermatozoïdes à son extrémité inférieure. Ces spermatozoïdes sont extrêmement longs (FIG. **64**); c'est pourquoi nous en avons abrégé beaucoup les dimensions dans la plupart de nos figures.

Dans les phases les plus jeunes ils sont disposés tout autour de l'axe, ainsi qu'on le voit dans les FIG. **111** et **113**, où l'extrémité des têtes semble s'implanter dans la soie.

Mais bientôt cette disposition se modifie. Dans les FIG. **110**, **112** et **115**, qui représentent des stades ultérieurs, on trouve qu'ils se divisent en deux groupes occupant seulement les parties latérales du filament de soie. Ces deux groupes se disposent ensuite très régulièrement en deux lames insérées par leur bord sur cet axe, le long duquel on les voit courir.

Les FIG. **110**, **112**, **114** et **119**, reproduisent divers stades de la formation de ces lames latérales. On y remarque qu'elles s'achèvent d'avant en arrière.

Il est évident que ces lames si nettes ne sont pas formées par la simple juxtaposition, régulière et parallèle, des spermatozoïdes; ces derniers y sont au contraire solidement agglutinés par une matière particulière et très résistante. Cette matière est une substance transparente, qui diffère de la soie par son manque d'affinité pour les matières colorantes; elle reste en effet totalement incolore dans le carmin et le vert de méthyle.

On la voit apparaitre tout d'abord à l'extrémité antérieure du spermatophore (FIG. 114). Nous ne pourrions décider avec certitude si elle se forme par la condensation d'éléments dissouts dans le plasma, où si elle nait par une transformation de la soie. Toutefois nous avons rencontré différentes fois des filaments semblables à celui de la FIG. 111 et dont le rebord antérieur, qui plus tard sera formé de la substance incolore, n'était pas nettement séparé de l'extrémité de l'axe comme dans les autres figures; il paraissait au contraire se fusionner insensiblement avec lui. Incolore sur ses bords, il se colorait au contraire, dans ses parties centrales, comme le filament de soie avec lequel il se confondait. Il semble donc que la substance incolore se forme, dans ces spermatophores, aux dépens de la soie elle-même.

Beaucoup d'autres spermatophores portent, au devant de l'extrémité de leur axe, un rebord incolore nettement limité de la soie (FIG. 110, 112, 114).

Quel que soit le processus de sa formation, la matière incolore, qui n'existe tout d'abord qu'à la partie antérieure, gagne bientôt les parties latérales du spermatophore. On la voit progresser le long de la soie et agglutiner les spermatozoïdes, à mesure qu'ils se rapprochent de l'axe en prenant une direction parallèle.

Les FIG. 110, 112 et 116, nous placent sous les yeux trois jeunes spermatophores vus de face, dans lesquels on peut suivre le développement du rebord antérieur et des lames latérales.

La FIG. 116 montre à l'extrémité antérieure d'un spermatophore vu de profil un bourrelet très développé; on y voit de plus que la substance incolore forme, sur une des faces de l'axe, une zone d'une certaine épaisseur qui se continue avec le bourrelet. Dans les FIG. 118 et 119 nous représentons deux spermatophores plus avancés. Les spermatozoïdes y sont devenus parallèles sur une grand longueur et les lames latérales y sont déjà mieux organisées. L'extrémité antérieure, dans la FIG. 118, est même près d'avoir atteint la structure qu'elle possède dans le spermatophore adulte, représenté dans la FIG. 120.

Signalons ici quelques variations que l'on peut remarquer dans leur développement. Le développement du bourrelet antérieur, d'abord, est va-

riable. Tantôt il est très épais et volumineux (FIG. 116), d'autres fois il est à peine indiqué (FIG. 115). La même variation peut se retrouver dans les stades plus avancés (FIG. 119).

Parfois la zone incolore dont nous avons parlé existe sur les deux faces de la soie, comme le montre, dans une vue de profil, la FIG. 115. L'axe peut être plus ou moins développé au moment où les spermatozoïdes viennent se fixer sur lui. Les soies qui sortent des deux glandes supérieures de la FIG. 109, par exemple, sont très longues, et cependant elles ne portent pas encore de spermatozoïdes, ceux-ci n'ayant pas atteint ce niveau du tube; tandis que d'autre soies, encore fort courtes, portent déjà une gerbe de spermatozoïdes (FIG. 113 et 114).

Ceci nous amène à parler d'un mode un peu différent de formation de la soie, mode que l'on observe de temps en temps dans le même féronide. Il nous semble que cette substance peut naître non seulement dans les diverticulums latéraux, mais aussi dans l'axe du canal déférent lui-même. On trouve souvent en effet des larmes plus ou moins volumineuses de cette substance, colorables par le carmin, et nageant dans le liquide spermatique entre les spermatophores en formation (FIG. 117). Or, on rencontre aussi en dissociant le contenu du canal, des gerbes de spermatozoïdes fixées sur un très petit grumeau de soie, ainsi qu'on en voit un exemple dans la FIG. 113. Il est fort probable que cette gouttelette ne s'est pas formée dans un diverticulum. En tous cas, on ne peut guère admettre que les spermatozoïdes ont été la trouver au fond de sa glande; c'est dans l'axe du canal déférent qu'ils en ont fait la rencontre. C'ést là aussi, que ce grumeau va s'accroître par l'apport de nouvelles molécules, jusqu'au moment où il atteindra la dimension normale des spermatophores.

Cet accroissement du filament en dehors des diverticulums, quel que soit l'endroit où la soie ait pris naissance, doit se produire communément; car, alors même qu'on prépare le canal déférent avec précaution, on voit toujours beaucoup de spermatophores encore très courts, libres dans l'axe de ce tube, et sans rapports avec les diverticulums.

Ce mode de formation de la soie s'observe du reste chez d'autres insectes, ainsi que nous le verrons bientôt.

Malgré les variations que présentent les spermatophores au cours de leur développement, tous possèdent la même structure à l'état d'adulte.

Le bourrelet antérieur devient une lamelle mince en forme de spatule. Pour revêtir cette forme, celui de la FIG. 116 devra donc s'amincir beaucoup; celui des FIG. 115 et 119 devra au contraire se développer.

Les dimensions des lames latérales deviennent plus fortes dans leur partie moyenne. Leur largeur considérable indique qu'elles sont formées par un nombre de spermatozoïdes plus grand que celui dont est composée la gerbe que nous figurons : de nouveaux filaments doivent donc s'ajouter aux premiers arrivés. La longueur des lames latérales est beaucoup plus grande que celle des spermatozoïdes; il est donc clair que les têtes de ceux-ci doivent s'échelonner le long de l'axe, les unes à la suite des autres, disposition qui s'accorde du reste avec la largeur plus grande de ces lames dans leur partie moyenne.

Lorsqu'il est complètement achevé, le spermatophore de la *Feronea anthracina* a la forme et la structure que nous lui donnons dans la FIG. 121 dessinée sous un très faible grossissement (A. ZEISS). Le grossissement plus fort sous lequel nous le dessinons dans la FIG. 120, nous a obligé de n'en représenter que des tronçons pris aux deux extrémités et dans la partie moyenne. Comme on le voit, il est formé d'un axe, qui se colore à ce moment assez faiblement par le carmin et moins encore par le vert de méthyle, et de deux lames latérales qui restent incolores. L'axe se termine en avant par une extrémité arrondie; en arrière il s'amincit et s'étire en un filament très délicat, dont la longueur est très abrègée dans notre figure. Les lames latérales se confondent en avant avec la spatule; celle-ci est formée d'une substance transparente et homogène, qui ne se colore pas plus que celle des lames, et ne présente aucun détail de structure interne.

Tout près de la spatule, les lames sont très étroites, elles ont des bords parallèles et sont ordinairement anhistes; vers l'arrière, on les voit devenir plus larges et présenter des stries longitudinales produites par les spermatozoïdes qu'elles contiennent. On retrouve ces stries jusqu'à leur extrémité postérieure où elles se perdent sur le filament.

Pour avoir une idée complète de la structure de ces spermatophores, il est nécessaire de les examiner aussi de profil. On voit alors que leur rebord antérieur spatuliforme est légèrement recourbé. On remarque en outre sur leur face postérieure, une zone très mince qui reste incolore et qui est en continuité, sur les côtés, avec les lames (FIG. 118). Il arrive aussi qu'une zone semblable existe également sur la face antérieure.

Nous représentons dans la FIG. 112 un spermatophore analogue, que nous avons observé une fois dans un autre féronide dont nous n'avons pu déterminer l'espèce.

Chez les *Helops* et les *Loricera*, les spermatophores sont des productions analogues à celles que nous venons de décrire, mais d'une structure un peu moins complexe : ils comprennent un axe sur lequel les sperma-

tozoïdes ne sont implantés que par l'extrémité de leur tête, leurs queues ne s'y accolant jamais.

Ici encore, la substance de l'axe paraît être de la soie; seulement elle ne prend pas naissance dans des diverticulums, c'est dans la lumière même du tube qu'elle se forme. On la voit apparaître, FIG. 103, à la partie antérieure d'un faisceau de spermatozoïdes, sous la forme d'une gouttelette brillante qui en englue la tête.

Des faisceaux semblables remplissent tout le testicule de l'*Helops*, au mois de septembre. A ce stade, ces spermatophores ont une grande ressemblance avec ceux du calosome, pendant les premières phases de la formation de l'écaille. Mais bientôt ils s'en différencient complètement. La gouttelette, au lieu de se transformer en une lamelle, s'allonge, tout en restant contenue dans le faisceau lui-même, et se transforme ainsi en un filament assez irrégulier, auquel les spermatozoïdes demeurent fixés (FIG. 104 et 106). A ses débuts, ce filament paraît homogène, et il se colore uniformément par le carmin. A mesure qu'il s'accroît en longueur, il se régularise, et les filaments qu'il porte sur toute sa surface se distancent, ainsi qu'on le remarque en comparant les FIG. 106 et 108). Bientôt aussi on y distingue deux parties : un axe, qui ne se colore plus, et une gaîne qui prend au contraire une coloration intense (FIG. 108). La gaîne colorable est d'une épaisseur assez uniforme. Les spermatozoïdes s'implantent par l'extrémité de leur tête, sur toute sa surface; ils ne sont donc pas localisés ici, comme chez la *Feronea*, aux parties latérales de leur support.

Telles sont la formation et la constitution des divers spermatophores que nous avons observés. Nous aurons l'occasion d'y revenir.

Un mot maintenant sur les mouvements dont ils peuvent être animés.

Les spermatophores en bouquet sont presque toujours privés de mouvements propres; on voit parfois, au contraire, leurs spermatozoïdes présenter des ondulations. Nous avons observé une fois cependant dans le calosome, quelques mouvements de tout le spermatophore, mouvements qui étaient dus à l'agitation des queues.

Quant aux spermatophores filamenteux nous les avons toujours trouvés complètement immobiles; mais il suffit ordinairement d'ajouter au liquide spermatique une goutte d'eau ou d'une solution saline pour les voir s'animer de mouvements désordonnés.

Les spermatozoïdes fixés seulement par leur tête à l'axe, dans les *Helops* et les *Loricera*, se meuvent par leurs parties libres; du moins nous avons observé une fois ce fait chez l'*Helops caraboïdes*. Ce mouvement avait pour effet de produire des déplacements irréguliers de tout le spermatophore.

En général, pour observer les mouvements des spermatophores ou des spermatozoïdes libres, il faut examiner le contenu de la partie inférieure du canal déférent. Notons que nous avons vu à diverses reprises, et entre autres chez la *Silpha thoracica*, des faisceaux dont la tête était encore contenue dans une masse considérable de protoplasme à côté du noyau, et qui étaient animés de rapides mouvements d'ondulation : l'onde, partie de la tête, s'étendait jusqu'à la queue, et toute la colonie se mouvait, comme un fouet, avec un ensemble parfait et sans se dissocier. Arrivés dans les vésicules séminales, les spermatozoïdes et les spermatophores sont le plus souvent enrobés dans un liquide trop épais et trop visqueux pour que les mouvements puissent encore s'y produire. Chez les *Carabus auronitens* et *purpurascens*, nous avons trouvé dans la vésicule séminale les spermatophores en bouquets enfermés dans une masse résistante et élastique comme de la gutta-percha.

Les spermatophores filamenteux sont toujours libres dans un liquide.

Le contenu des vésicules copulatives de la femelle est ordinairement presque solide, il s'entoure même parfois d'une coque assez résistante, ainsi que STEIN(1) le signale chez plusieurs insectes. Ce coagulum de sperme ne peut recevoir le nom de spermatophore, nous l'avons dit plus haut, p. 37; car, non seulement il ne sert pas au transport des spermatozoïdes, mais il se forme seulement après leur arrivée dans la vésicule copulative; il doit même se dissoudre pour leur permettre de quitter cette vésicule et d'opérer la fécondation.

Les spermatophores se désorganisent également dans cette vésicule. Après la dissolution du coagulum, on les trouve souvent profondément altérés. Ainsi chez un *Carabus purpurascens* et un *Carabus auratus*, capturés en novembre, nous n'avons plus trouvé dans la vésicule copulative que quelques restes de spermatozoïdes libres, et des écailles altérées.

Les FIG. **123** et **124** représentent deux tronçons de spermatophore pris dans la vésicule copulative de la *Feronea anthracina* en novembre. Ils sont en voie de désorganisation : leur axe n'est plus rempli de soie, il est vide et gonflé et ne se colore plus par le carmin. Il contient maintenant des spermatozoïdes. Ceux-ci en effet ont quitté en partie les lames latérales qui se recoquillent, et ne présentent plus les stries parallèles et régulières qu'on y observait auparavant; on n'y voit plus que des filaments jetés çà et là en désordre (FIG. **124**). Ces faits nous montrent que la substance incolore

(1) STEIN. Loc. cit.

des lames latérales des spermatophores doit présenter, au moins à sa surface, une condensation qui persiste et conserve plus ou moins leur forme après le départ des spermatozoïdes. Ceux-ci passent donc des lames dans l'axe vidé, puis ils s'en échappent, probablement par l'extrémité antérieure qui est elle-même altérée (FIG. 123). Nous n'avons toutefois jamais observé d'ouverture béante à cette extrémité.

C. Diptères.

Les phénomènes des trois étapes chez les divers insectes de cet ordre, tant némocères que brachycères, sont trés peu variés, et réduits à leur plus grande simplicité. Une particularité de la première étape, que nous avons notée chez quelques espèces du type dégradé des *Hippoboscides*, nous à fait choisir dans l'*Ornithobia cervi* les figures destinées à faire connaître au lecteur le facies de la spermatogénèse dans ce groupe.

Première étape.

Les métrocytes primordiales des diptères ne nous sont pas connues, et nous ignorons absolument les rapports qu'elles ont avec les cellules polaires de l'embryon. Le contenu des plus jeunes testicules d'*Ornithobia*, dont nous ayons disposé, était formé de petites cellules se multipliant par segmentation binaire. Nous avons fait la même observation chez divers muscides et entre autres chez la *Lucilia cœsar*. Les testicules dont nous parlons appartenaient à des insectes sacrifiés vers la fin de la période nymphale.

On doit conclure de ces observations qu'il règne dans le testicule des diptères, comme dans celui des coléoptères, une période de segmentation précédant l'apparition des colonies.

Les premières colonies qui s'y forment sont constituées par des cellules assez volumineuses L'une d'elles est représentée dans la FIG. 126. Quelques cellules multinucléées, qui leur sont entremêlées, nous font présumer que la formation endogène ordinaire préside à leur formation.

La segmentation binaire ne tarde pas à envahir ces premières colonies; on y remarque une augmentation de volume qui est suivie bientôt de la désagrégation et de la dispersion de leurs éléments. C'est en effet de la rupture de ces premières colonies que proviennent les nombreuses petites cellules isolées, que l'on trouve à un moment donné dans le testicule, mélangées à des colonies encore intactes et à des éléments plus

avancés. Ces cellules vont sans tarder donner naissance aux colonies spermatiques (FIG. **131**). En effet lorsqu'on étudie, ainsi que nous l'avons fait, le contenu du testicule à différents âges, on acquiert la conviction qu'il ne s'y produit pas, comme chez d'autres insectes, un grand nombre de générations endogènes successives.

C'est parmi ces cellules libres que l'on peut suivre un mode tout spécial de multiplication. Les divers stades en sont représentés dans les FIG. **126**, **127**, **128**, **129**, **130**, **131**.

Au premier stade de cette série (FIG. **127**), la cellule a deux noyaux et son protoplasme est encore au repos. Dans le deuxième (FIG. **127**), le protoplasme entre en mouvement; il présente en effet un étranglement profond qui vient diviser la cellule en deux. Cet étranglement présente ceci de particulier qu'il n'intéresse pas la membrane cellulaire proprement dite; celle-ci demeure intacte et passe au devant du sillon circulaire sans s'y infléchir. Le protoplasme n'est limité d'abord dans ce sillon que par une condensation périphérique du reticulum plasmatique, condensation qui se continue avec l'utricule de MOHL des deux cellules en formation, et qui prend peu à peu de la consistance et de la solidité. Bientôt, ainsi qu'on le voit dans la FIG. **128**, l'étranglement s'achève, et l'on trouve alors à l'intérieur de la membrane de la cellule-mère deux cellules-filles complètement séparées.

Cette particularité de la division du protoplasme, de se faire par un étranglement auquel la membrane ne prend aucune part, s'observe encore dans d'autres espèces de cellules : on peut en voir plusieurs exemples dans le mémoire de J. B. CARNOY.

Il arrive qu'après une semblable segmentation, la membrane de la cellule-mère se brise ou se résorbe au niveau du sillon, et qu'ainsi les deux cellules-filles deviennent libres et indépendantes.

Mais d'autres fois, cette membrane survit à la division et continue à entourer les cellules-filles; c'est ce qui a lieu dans les cellules testiculaires de l'*Ornithobia*. Ici en effet la membrane de la cellule-mère, malgré sa grande minceur, maintient unies non seulement les deux premières cellules-filles, mais encore toute celles qui en naissent successivement par segmentation binaire, ainsi que l'indiquent les FIG. **129** et **130**.

L'absence de participation de la membrane à la division du protoplasme a donc pour conséquence la formation de colonies semblables à celles dont nous avons décrit la genèse par voie endogène chez les lépidoptères et les coléoptères.

La membranc de ces colonies est toujours extrêmement mince. Il est utile, pour la mettre en évidence, de faire agir sur la préparation les vapeurs dégagées d'un mélange d'acide osmique et d'acide acétique glacial, pendant une minute.

Tel est le mode de formation des colonies de cellules spermatiques semblables à celles dont nous donnons un exemple dans la FIG. **131**.

Toutefois la présence de cellules multinucléées, interposées à des éléments représentant les divers stades de ce premier mode, nous oblige d'y admettre aussi le mode ordinaire, c'est-à-dire la formation endogène.

Des phénomènes semblables ont été décrits en 1870 par J. B. CARNOY(1) dans le sporange des *Thamnidium* et des *Hydrophora.*

Ce savant y désigna cette variété de formation endogène sous le nom de *segmentation endogène.*

Nous reviendrons sur ces faits dans nos considérations générales.

Deuxième étape.

L'allongement des cellules est unipolaire, comme dans les insectes précédemment étudiés; le segment procéphalique des spermatozoïdes adultes est en effet extrêmement court et fait même défaut sur beaucoup d'entre eux.

Divers stades de l'allongement sont représentés dans les FIG. **131** et **132**.

Les FIG. **133** et **134** démontrent que pendant la formation de la tête le noyau subit les mêmes modifications que chez les lépidoptères; nous n'y avons par remarqué de différence digne d'être notée.

On peut voir dans la FIG. **134** qu'il s'y forme aussi un filament axial. La queue résulte de la fusion de ce filament avec la membrane de la cellule spermatique.

Le protoplasme devient parfois assez abondant vers le milieu de la deuxième étape; il s'accumule surtout à l'extrémité antérieure des faisceaux. Nous n'y avons vu qu'un seul noyau femelle, et encore les colonies qui en possèdent sont-elles rares. Pas plus que dans les autres ordres, nous n'avons recueilli d'indication sur l'origine de cet élément. Il serait intéressant de savoir si les colonies formées par segmentation endogène, comme celle de la FIG. **131**, peuvent donner naissance à des faisceaux contenant un noyau femelle. On pourrait se demander alors si le noyau femelle ne dérive pas d'une des cellules-filles dont le protoplasme se disperserait d'abord dans la colonie pour se concentrer plus tard au devant du faisceau.

---

(1) J. B. CARNOY. *Recherches anatomiques et physiologiques sur les champignons*, Gand, 1870; Pl. IV, FIG. **3**, **4** et **5**.

Troisième étape.

Les spermatozoïdes mûrs sont extrêmement longs chez l'*Ornithobia*. Chez tous les diptères que nous ayons étudiés les faisceaux se rompent, et le sperme est constitué par un liquide visqueux contenant des spermatozoïdes en liberté ; nous n'avons trouvé des spermatophores dans aucune espèce indigène en Belgique.

D. Orthoptères.

Cet ordre, comme on sait, est loin de constituer un groupe homogène; on y range des insectes doués d'une conformation très variée. Aussi n'est-il pas étonnant de trouver chez eux des différences assez grandes dans le mode de formation et la structure des spermatozoïdes ainsi que dans les phénomènes et dans le sort qu'ils subissent après leur achèvement. Toutefois ces différences ne surgissent guère que dans les deux dernières étapes; celles-ci présentent en effet, surtout dans le groupe des *Saltatoria* et dans certaines *Libellulides*, des particularités remarquables; aussi l'étude de ces deux étapes nous arrêtera-t-elle plus longtemps que celle de la première.

Première étape.

L'exploration des cæcums testiculaires à différents âges nous a permis de constater, chez un grand nombre d'orthoptères, une succession de phénomènes semblables à ceux que nous ont présentés les coléoptères. Partout l'on trouve les plus jeunes testicules larvaires complétement remplis de petites cellules uninucléées qui paraissent, à une certaine époque, se multiplier activement par segmentation binaire. Nous avons fait cette observation dans les genres *Gryllus*, *Gryllotalpa*, *Forficula*, *Periplaneta*, *Decticus*, *Locusta*, *Agrion* et *Libellula*.

Dans ces insectes arrivés à l'état de nymphe on trouve déjà des métrocytes qui ont parcouru une étape de plus, et ont atteint le stade des cellules multinucléées.

Les deux séries de figures **138** à **142** et **143** à **148** reproduisent quelques phases de l'évolution des métrocytes chez le *Decticus verrucivorus*.

Elles se rattachent au développement de deux espèces de cellules. Celles de la première série sont des métrocytes indifférentes ; celles de la seconde

série vont au contraire donner naissance aux colonies de cellules spermatiques. En général il est facile de distinguer ces deux espèces d'éléments ; ils présentent en effet des caractères et un facies différents.

Parlons d'abord des premiers.

La cellule uninucléée de la FIG. **139** est une de celles qui remplissent le testicule jeune. On y remarque un noyau très volumineux qui contient un filament nucléinien très gros, peu tortillé et portant souvent une striation transversale évidente.

Les figures suivantes représentent divers stades du développement de cette première cellule. Elle possède déjà, dans les FIG. **140** et **138**, deux noyaux semblables au noyau primitif. Nous remarquerons sur la seconde de ces figures un prolongement assez long : c'est un pseudopode amiboïde. Il n'est pas rare d'en observer de semblables sur tous les éléments testiculaires; mais ici, comme chez les autres insectes, ces prolongements se meuvent avec une lenteur extrême. Pour être vrai nous devons même avouer que nous ne les avons jamais vu changer de forme dans leur milieu naturel, même en élevant la température de la préparation jusque vers 30 ou 35 degrés. Mais il suffit d'ajouter de l'eau ou un autre liquide qui ne tue pas les cellules, ou de dissocier le testicule dans un serum naturel ou artificiel et même dans le sang de l'animal, pour voir ces prolongements s'animer, et pour provoquer la formation de nouvelles expansions pseudopodiques. Les prolongements extrêmement développés que BÜTSCHLI (1) figure sur les métrocytes de la *Blatta orientalis* nous paraissent dûs aussi à l'action irritante d'un liquide étranger.

La multiplication nucléaire se poursuit pendant quelque temps dans ces cellules. Le protoplasme ne tarde cependant pas beaucoup à entrer en mouvement; il se divise bientôt et donne naissance à des colonies qui son ordinairement peu volumineuses et composées d'un petit nombre de cellules. Celle que représente la FIG. **142** n'est pas une des moins riches en éléments.

Jusqu'à ce moment les métrocytes conservent les caractères qu'elles présentent dans les jeunes testicules : à toutes les phases elles se montrent assez volumineuses et possèdent un gros noyau à filament nucléinien très visible. Bien que le volume des noyaux diminue à mesure que leur multiplication se poursuit, ils conservent cependant ces caractères jusque dans les cellules qui constituent les premières colonies (FIG. **142**. Mais bientôt la segmentation envahit ces éléments, et peu après on trouve à leur

(1) BÜTSCHLI, loc. cit.

place des cellules plus petites, dont le noyau ne possède plus qu'un filament nucléinien beaucoup plus grêle (FIG. 143). Ultérieurement ces nouvelles cellules subissent à leur tour la formation endogène ; à tous les stades de ce phénomène elles conservent des caractères qui permettent toujours de les reconnaître (FIG. 143 à 148). Le nombre de noyaux qu'elles contiennent, au moment où le protoplasme se divise, est variable et peut être assez considérable, ainsi qu'on peut le constater dans la FIG. 147.

Après la division du protoplasme de la métrocyte, les petites cellules de la nouvelle colonie entrent aussitôt en segmentation, phénomène qui a pour conséquence un accroissement considérable de la colonie. Telle est l'origine des colonies volumineuses formées d'un grand nombre de petites cellules dont la FIG. 148 montre un exemple. Il ne nous paraît pas qu'il se produise plus de deux générations endogènes successives.

La première étape présente des phénomènes semblables chez les autres orthoptères; on n'y trouve de différence que dans le facies particulier des cellules et, peut-être, dans le nombre des générations endogènes, nombre que nous n'avons du reste pas cherché à préciser.

En résumé, de même que chez les coléoptères, la première étape comprend chez les orthoptères une première période assez longue, caractérisée par le règne exclusif de la segmentation. Cette période est suivie d'une seconde dans laquelle la formation endogène se produit au moins à deux reprises, et alterne avec des séries de segmentations binaires.

Deuxième étape.

Il est certains orthoptères tels que les blattes, les forficules, les grillons, etc., chez lesquels la formation des spermatozoïdes ne présente aucun caractère particulier, digne d'une mention spéciale dans une étude comparée; la deuxième étape n'y diffère pas de ce qu'elle est chez le plus grand nombre d'insectes. Aussi n'en parlerons nous pas dans ce chapitre ; en ce qui les concerne nous nous contenterons de renvoyer le lecteur à notre description de cette étape chez les coléoptères.

Mais il en est d'autres qui, par la forme singulière de leur spermatozoïdes mûrs aussi bien que par les phénomènes particuliers de leur spermatogénèse, arrêtent forcément l'observateur en lui opposant des difficultés souvent difficiles à surmonter. Telles sont les sauterelles en général et, pour une certaine part aussi, quelques insectes du groupe des pseudo-névroptères.

Malgré le facies anormal que ces particularités impriment à la deuxième étape chez quelques-uns d'entre eux, on peut cependant, chez les orthoptères comme chez les autres insectes, y étudier séparément deux actes principaux : 1° le changement de forme de la cellule spermatique et 2° les phénomènes de différentiation interne, soit du noyau, soit du protoplasme.

A. Changement de forme de la cellule spermatique.

C'est ordinairement par le simple étirement de la cellule spermatique tout entière que le spermatozoïde acquiert la forme filamenteuse qu'il possède dans tous les représentants du groupe qui nous occupe.

La FIG. **164**, prise chez le *Decticus verrucivorus*, marque un stade moyen de cet étirement; on voit qu'il est unipolaire comme chez les autres insectes. Le noyau de cette cellule n'a pas encore subi de changements; l'étirement est donc précoce dans cette cellule. Mais il arrive plus fréquemment que l'élongation se produit tardivement, alors que le noyau est déjà profondément modifié. En effet on rencontre souvent des cellules affectant encore la forme sphéroïdale, ne portant même aucun prolongement faisant présager un étirement prochain, et qui cependant renferment déjà un noyau à demi transformé en tête, ainsi que le montrent les FIG. **156**, **157** et **158**.

Il arrive même que l'étirement est encore plus en retard que dans ces figures; il ne se produit qu'après la formation du filament axial, comme c'est le cas pour la FIG. **157**, par exemple. On voit dans cette figure un spermatozoïde assez avancé dans son développement et enroulé dans une cellule qui a conservé sa forme globuleuse.

Malgré le retard qu'il éprouve, l'étirement de cette cellule se produira néanmoins, car telle est la destinée de toutes les cellules spermatiques. Il n'est pas rare, de rencontrer divers stades de l'allongement tardif que subissent de semblables cellules (FIG. **154**). Les figures de VON SIEBOLD (1) représentent des stades analogues.

Il n'est pas impossible que le filament axial lui-même joue un rôle dans la production de ce phénomène; car ce filament, au moment de la maturité, pourrait bien se redresser et acquérir une élasticité suffisante pour forcer la cellule à s'étirer. Mais, pas plus ici que chez les *Lithobius*, il n'est permis d'accorder à cette action hypothétique une importance trop grande, car le filament axial n'apparaît, dans bien des cas, qu'à un moment où l'allongement est déjà très avancé (FIG. **164**).

---

(1) VON SIEBOLD. *Ueber die Sperm. d. Locustinen.* Loc. cit.

L'étirement se poursuivant toujours, la cellule spermatique devient filamenteuse, et sa membrane se rapproche peu à peu du noyau et du filament axial. Cette membrane ne tarde pas à s'appliquer exactement sur les parties internes, et à se fusionner ensuite avec elles. En même temps elle devient de plus en plus faible; aussi dans les faisceaux intacts, où toutes les cellules sont étroitement accolées les unes aux autres et paraissent fusionnées, il est impossible de la distinguer. Pour l'observer, il est nécessaire de dissocier les faisceaux, et d'en étudier les cellules isolées à l'aide d'un système grossissant assez puissant.

A ne considérer que des éléments du genre de ceux que nous représentons dans les FIG. **156**, **157** et **158** et qui proviennent de la dissociation de jeunes colonies, on pourrait se demander si le spermatozoïde qu'ils renferment n'achève pas son développement en restant pelotonné à l'intérieur de la membrane cellulaire, celle-ci ne s'allongeant pas et ne prenant aucune part à la formation du spermatozoïde. Toutefois, si l'on songe que dans le testicule vivant ces éléments ne sont pas isolés mais réunis en colonies, on se convaincra que cette hypothèse ne doit pas se réaliser; car toutes les colonies du testicule se transforment en faisceaux et sont par conséquent entièrement formées d'éléments allongés. Toutes les cellules spermatiques subissent donc l'étirement dont nous parlons, et le spermatozoïde n'est que le produit de la différentiation d'une cellule tout entière.

Cependant on rencontre assez souvent chez les orthoptères des cellules contenant de deux à six spermatozoïdes. Les FIG. **166** et **167** en fournissent deux exemples. En recherchant les stades antérieurs de leur formation, on peut s'assurer que ces spermatozoïdes sont nés ensemble, au sein de la masse plasmatique indivise d'une seule cellule. La formation endogène n'a pas précédé leur apparition dans la cellule-mère : ce n'est pas dans une colonie qu'ils sont nés, c'est dans une cellule multinucléée. On trouve en effet des cellules multinucléées qui présentent, tant dans leurs noyaux que dans leur protoplasme, certaines modifications dont la signification n'est pas douteuse. Dans les noyaux, on remarque surtout un changement de forme, qui est indiqué dans diverses figures, et l'apparition d'une vacuole à parois épaisses au devant de leur extrémité antérieure; dans le protoplasme, on constate la formation du filament axial. Ces indices ne laissent pas place au doute, ils annoncent la formation de plusieurs spermatozoïdes au sein d'une même cellule. (FIG. **156**.)

On pourrait supposer que, dans des éléments semblables, la division du protoplasme est simplement en retard, qu'elle peut encore s'effectuer et

donner naissance à plusieurs cellules spermatiques ordinaires. Mais c'est là une interprétation à laquelle l'observateur renonce bientôt. En poursuivant ses recherches il rencontre en effet, sans grande peine, toute une série de stades de la formation de la tête et de la queue de ces spermatozoïdes, depuis leur première indication jusqu'à un degré d'achèvement assez avancé. Il y voit aussi le protoplasme, assez fourni d'abord, diminuer à mesure que le filament axial se developpe à ses dépens, et se trouver réduit finalement à de très faibles débris. D'ailleurs il n'y rencontre jamais d'indices de division tardive. Aussi la formation simultanée de plusieurs spermatozoïdes au sein d'une cellule multinucléée prend-elle bientôt à ses yeux l'évidence d'un fait d'observation.

Il résulte de cela que, si l'on ne considérait que les éléments obtenus à l'état de liberté par la dissociation du testicule, on pourrait se demander, avec plus de raison que dans le cas des fig. **156**, **157** et **158**, si ces spermatozoïdes ne doivent pas s'achever complètement en demeurant enroulés dans la cellule qui les contient, et sans que la membrane de cette cellule prenne part à leur formation. Mais il faut se rappeler également que tous les éléments du testicule font partie de colonies qui se transforment en faisceaux semblables à celui de la FIG. **173**. Il est dès lors évident que tous les éléments qui constituent ces colonies, les cellules spermatiques qui engendrent plusieurs spermatozoïdes aussi bien que les autres, doivent s'étirer aussi, et que leurs filaments doivent s'étendre et devenir parallèles à l'axe du faisceau. Pendant que cet étirement se fera, les spermatozoïdes continueront à s'achever, se partageant les restes de la cellule, qu'ils utilisent comme matériaux de nutrition.

Il n'est pas possible de dire si chacun des spermatozoïdes ainsi formés possédera une partie de la membrane de la cellule-mère; c'est là d'ailleurs une question oiseuse. Car, en thèse générale, on doit admettre simplement que c'est le protoplasme de la cellule qui organise la partie caudale du spermatozoïde; que la portion de ce protoplasme qui s'est condensée à la périphérie pour former la membrane prenne part ou non à cette formation, la chose importe peu.

La formation de plusieurs spermatozoïdes au sein d'une cellule est un fait qui a son importance, nous y reviendrons dans nos conclusions.

Pour le moment un seul fait nous intéresse, à savoir : que les cellules spermatiques multinucléées s'allongent aussi bien que les cellules uninucléées. L'étirement qu'elles subissent est unipolaire, puisque l'allongement de la colonie, dans son ensemble, présente ce caractère.

Ainsi, les modifications morphologiques de la cellule spermatique des sauterelles se résume dans un étirement unipolaire, et cela pour tous les cas qui se présentent.

Mais il n'en est pas de même chez tous les orthoptères. En effet, si le changement de forme qui se manifeste chez la *Libellula depressa* est encore dû à un simple étirement, comme c'est la règle générale chez les insectes, ce phénomène y présente cependant un caractère tout différent. Ainsi qu'on peut le voir dans les FIG. **205**, **206**, **207** et **208**, la cellule spermatique parait y subir un étirement purement passif. Il semble qu'elle ne s'allonge que sous l'action du corps filamenteux qu'elle contient, et qui n'est autre que l'élément nucléinien du noyau, comme nous le verrons plus loin. Ce corps, pelotonné d'abord dans une cellule globuleuse (FIG. **204**), en s'étendant et s'arc-boutant ensuite par ses deux extrémités contre la membrane, force celle-ci à s'allonger et à se rapprocher au point de s'accoler complètement à lui. En tout cas cet étirement possède un caractère bipolaire.

Ajoutons que, chez cet animal, on observe aussi la formation de plusieurs spermatozoïdes dans une seule cellule (FIG. **203**). Nous reviendrons sur ces faits intéressants.

II. Différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

Avant d'entamer la description détaillée de ces phénomènes, nous prions le lecteur de jeter un regard sur la PL. VI, et spécialement sur les FIG. **155**, **156**, **157**, **158** et **159**. On voit, dans cette série de figures, le noyau se transformer graduellement et prendre insensiblement la forme d'une lame aplatie (FIG. **159**), qui plus tard se transforme elle-même en une tige cylindrique (FIG. **162** et **163**). Cette partie est la seule que le vert de méthyle colore en bleu; elle constitue la tête du spermatozoïde. La tête dérive donc du noyau chez les orthoptères comme chez les autres animaux. C'est là un fait fondamental que nous tenions à établir avant d'aborder les détails du développement.

Suivons à présent la série de modifications que subit le noyau de la cellule spermatique pour revêtir la forme qu'il affecte dans le spermatozoïde mûr.

Ce noyau dans les cellules spermatiques récemment formées ne présente rien de particulier; ainsi que le montre les figures **149** à **152**, l'élément nucléinien y possède la forme filamenteuse ordinaire. Il conserve ses carac-

tères primitifs pendant un temps variable. C'est ainsi qu'il peut posséder encore sa forme sphéroïdale à une époque où la cellule spermatique est déjà très allongée et présente même un filament axial bien établi, FIG. 164; tandis qu'il est déjà profondément modifié dans des cellules encore globuleuses et ne présentant aucune différentiation interne, comme on le voit dans les FIG. 152 et 156 à 158.

La première modification que subit le noyau est interne et ne peut être décelée qu'à l'aide du vert de méthyle. La coloration uniforme et intense que lui donne ce réactif, à un moment donné, indique en effet que son contenu liquide à changé de nature et possède à ce moment pour les matières colorantes une affinité presque égale à celle de la nucléine elle-même. Néanmoins cette coloration, malgré son intensité, ne cache pas les bâtonnets nucléiniens qui existent encore au début du phénomène. Ce n'est que plus tard que ces bâtonnets, fragments du filament continu, se dissolvent et finissent par disparaître complètement. Il arrive cependant qu'on les remarque encore dans la tête à des stades assez avancés de sa formation (FIG. 183).

Tandis que s'opère la dissolution de l'élément nucléinien, l'on voit apparaître en un point de la surface externe du noyau, une production particulière, dont l'évolution joue un rôle important dans l'achèvement du spermatozoïde : c'est une vacuole à parois épaisses et dont le vert de méthyle ne colore nullement le contenu. On peut suivre dans la PL. VI plusieurs séries de figures montrant les changements de forme et de grandeur que cette vacuole subit, depuis son apparition jusqu'à la maturité du spermatozoïde. Nous y reviendrons tout à l'heure, mais il convient que nous en recherchions d'abord l'origine.

D'où vient cette vacuole au facies particulier? Naît-elle dans le cytoplasma à la manière des vacuoles ordinaires? ne dérive-t-elle pas plutôt du noyau auquel on la trouve toujours intimement accolée?

Cette question est difficile à trancher, car des indications contradictoires se présentent à l'observateur qui cherche à l'élucider. Ainsi, plusieurs de nos figures (FIG. 155 à 158) semblent indiquer que la vacuole naît du noyau, et résulte d'un retrait de son contenu à l'intérieur de sa membrane. Si ces images se rencontraient seules dans les préparations du testicule, elles fourniraient une explication très simple, satisfaisante, de la formation de la vacuole. Ce retrait de la masse nucléinienne fusionnée est en effet un phénomène très ordinaire dans la formation de la tête; nous l'avons signalé déjà à différentes reprises chez les insectes, et nous l'avons observé aussi chez beaucoup d'autres animaux. Il présenterait seulement chez les sau-

terelles un caractère particulier. Au lieu de se contracter en une petite sphère entièrement séparée de la membrane, comme cela se fait ailleurs, l'élément nucléinien se rétracterait seulement à l'extrémité antérieure du noyau, en restant toujours en rapport avec la membrane sur le reste de sa surface. La face antérieure de la masse rétractée prendrait plus tard les formes qu'elle affecte dans les FIG. **158**, **182** et **183**.

Mais d'autres faits viennent à l'encontre de cette interprétation. Les FIG. **149**, **150**, **151**, **165** et **177** montrent des noyaux de dimensions normales, et encore régulièrement sphériques, qui portent cependant une vacuole plus ou moins développée. Il est évident que le contenu de ces noyaux n'a pas subi de rétraction; la formation de la vacuole ne peut donc s'expliquer de cette manière.

On pourrait admettre alors qu'elle résulte d'un soulèvement de la membrane du noyau; une accumulation de liquide se faisant sous cette membrane pourrait peut-être y produire, en s'accroissant beaucoup, la volumineuse vacuole dont nous parlons. Ils se passerait alors dans le noyau un phénomène semblable à celui que l'on produit artificiellement sur beaucoup de cellules épithéliales vivantes en leur faisant subir l'action de l'eau; on voit souvent dans ces conditions la membrane se détacher du protoplasme en un point, et se soulever sous l'influence de la vacuole naissante qui prend bientôt des dimensions considérables et un aspect analogue à celle dont nous parlons.

Mais l'état de la vacuole spermatique au début de sa formation ne s'accorde guère avec cette hypothèse. C'est ce que montrent les FIG. **149** et **150** qui en représentent les stades les plus jeunes. On n'y voit en effet nullement la membrane du noyau se détacher de son contenu pour former la vacuole; celle-ci est au contraire séparée du noyau par une membrane très épaisse, la membrane du noyau lui-même, plus puissante à cet endroit qu'en tout autre point de sa surface.

On pourrait encore chercher à expliquer d'une autre manière la formation de cette vacuole aux dépens du noyau, en admettant qu'elle résulte d'un dédoublement de la membrane nucléaire. Ce phénomène devrait être rapproché de celui qui se passe dans la membrane des cellules à huile essentielle de certaines plantes, où il se produit, dans l'épaisseur même de la membrane, une accumulation d'essence qui en soulève la portion extérieure et y détermine la formation d'une poche volumineuse, laquelle reste fixée à la cellule, à peu près comme la vacuole en question reste fixée au noyau FIG. **151**. Mais ce n'est là, pour ce qui regarde la cellule sperma-

tique, qu'une pure hypothèse. Elle est d'accord, il est vrai, avec certains faits : l'adhérence de la vacuole au noyau, la solidité de ses parois, l'existence d'une membrane entre cette vacuole et le noyau ; mais ces détails peuvent aussi s'expliquer dans les autres hypothèses, et aucun fait évident ne démontre la réalisation de ce mécanisme dans le noyau de la cellule spermatique.

Enfin, si l'origine de cette vacuole n'est dûe, ni à une rétraction du contenu nucléaire, ni à un soulèvement ou à un dédoublement de la membrane du noyau, il faut admettre alors qu'elle se forme non pas aux dépens du noyau mais au sein du cytoplasma, à la manière des vacuoles ordinaires. Dans cette hypothèse la vacuole, originairement indépendante du noyau, viendrait s'y appliquer ultérieurement et contracter avec lui une adhérence intime, une véritable soudure, ainsi que le montrent plusieurs de nos figures (FIG. **153** et **154**), et ainsi que cela ressort du reste de tout le développement ultérieur de cette vacuole.

Nous avons rencontré souvent des vacuoles semblables qui n'étaient pas encore accolées au noyau ; ce n'était plus une membrane qui les séparait de celui-ci, mais une bande de protoplasme ordinaire (FIG. **176**). Si nous étions certain que ces vacuoles sont bien destinées à devenir la vacuole antérieure du spermatozoïde, nous n'hésiterions pas à regarder cette dernière comme une production du cytoplasma, mais il nous reste toujours un doute. Elles pourraient bien n'ètre en effet que des vacuoles ordinaires, sans destination spéciale, telles qu'on en observe fréquemment dans beaucoup d'autrès cellules.

Néanmoins c'est à cette dernière hypothèse que nous nous rallions le plus volontiers pour le moment, parce qu'elle s'harmonise le mieux avec les faits que nous possédons. Mais nous ne connaissons pas tous les faits et, loin de considérer nos résultats comme satisfaisants, nous regardons au contraire nos observations sur ce point comme fort incomplètes, malgré les peines que nous nous sommes données. Nous espérons pouvoir les complèter par les recherches que nous nous proposons d'entreprendre sur les orthoptères exotiques, dans le seul but d'élucider la question de l'origine de cette vacuole.

Passons maintenant en revue les modifications que subit la vacuole elle-même.

Elle doit éprouver d'abord une rapide augmentation de volume, car la rareté des vacuoles aussi petites que celles des fig. **149** et **150** indique qu'elle ne reste pas longtemps dans cet état rudimentaire.

Le volume qu'elle peut atteindre est du reste variable; c'est ainsi qu'on la voit parfois, comme dans la FIG. 155, assez peu développée sur des noyaux qui déjà se transforment en tête; tandis que sur d'autres noyaux, dont la forme n'est pas encore modifiée, elle est très volumineuse et atteint parfois les dimensions du noyau lui-même (FIG. 154 et 165).

Récemment formée, la vacuole est séparée du noyau par une surface convexe qui proémine dans sa cavité (FIG. 151); ce qui provient de ce que le noyau est encore sphérique à ce moment. Bientôt survient une déformation du noyau, et cette surface devient plane (FIG. 154), ou même concave (FIG. 152 et 153). Plus tard il s'en élève une saillie qui s'avance de plus en plus dans l'intérieur de la vacuole, et prend des formes diverses que nous étudierons tout-à-l'heure. Il en résulte que la vacuole se déforme et que sa cavité se réduit (FIG. 155, 159 et 160). En même temps le noyau, comme nous le verrons, s'aplatit et s'élargit, tandis que la saillie médiane continue à s'accroître. Cette dernière déformation du noyau a pour résultat l'étirement transversal de la vacuole, et sa division en deux chambres latérales, restant unies par une petite cavité commune qui persiste à l'extrémité du spermatozoïde (FIG. 159, 160, 161).

Le reste de l'évolution de la vacuole est intimement lié aux modifications que subit le noyau; aussi est-il nécessaire, avant d'en achever l'étude, que nous exposions les phénomènes dont ce dernier devient le siège.

Nous l'avons vu plus haut, le noyau, lors de l'apparition de la vacuole, ne présente dans sa forme extérieure aucun changement; tandis que sa constitution interne a déjà subi une modification qui nous est révélée par la coloration uniforme que lui donne le vert de méthyle.

Plus tard il subit dans sa forme des changements profonds. Ces changements débutent par la production d'une saillie médiane, proéminant dans l'intérieur de la vacuole. Sans tarder le noyau commence à s'allonger, phénomène qui s'annonce déjà dans les FIG. 155, 156, et qui est déjà bien caractérisé dans les FIG. 157 et 158. Cet allongement est accompagné d'un élargissement de la partie antérieure; les FIG. 155 à 161 représentent divers stades de cette transformation. Ce n'est point tout : en même temps que ces modifications se produisent le noyau subit un aplatissement. Il revêt donc, au stade dans la FIG. 159, la forme d'une lame élargie en avant, mince en arrière, et très aplatie. De développement de la saillie antérieure se continue en rétrécissant de plus en plus la cavité de la vacuole qui se réduit finalement à une simple fente.

De la forme d'une pointe aiguë que cette saillie présente dans la FIG. 155 elle passe à celle d'une lamelle aplatie présentant deux angles à la partie antérieure (FIG. 157). Ces deux angles s'effacent eux-mêmes plus tard (FIG. 161). En même temps que s'effectuent ces changements morphologiques, on voit apparaître, au sommet des angles dont nous venons de parler, deux épaississements de la membrane du noyau. D'abord punctiformes et très brillants (FIG. 158), ces épaississements se continuent plus tard, vers les parties latérales, avec une petite baguette amincie, dirigée obliquement vers le bord du spermatozoïde et qui, elle aussi, est dûe à un épaississement de la membrane nucléaire. Les figures permettront au lecteur de se faire de ces détails une idée meilleure que celle que nous pourrions lui en donner par une description plus détaillée.

Notons que ces épaississements de la membrane du noyau apparaissent parfois avant que la saillie antérieure ne se produise; ce cas est représenté dans les FIG. 170 et 171. Il est probable que, malgré ce retard dans l'apparition de la saillie, le reste de l'évolution du noyau et de la vacuole se fait comme dans le cas normal.

Tandis que ces phénomènes se passent dans le noyau et dans la vacuole, on voit le protoplasme de la cellule spermatique diminuer insensiblement au point de disparaître. La FIG. 154 nous montre en particulier cette résorption du protoplasme. On y remarque le noyau portant la vacuole à parois épaisses qui paraît lui être solidement fixée et ne faire qu'un seul tout avec lui; mais toute la partie antérieure de la figure est vide de protoplasme. Cependant d'autres fois la résorption est plus tardive. Quoi qu'il en soit, tôt ou tard, la membrane de la cellule finit par s'appliquer sur la paroi de la vacuole et sur le noyau, et par se fusionner entièrement avec ces deux parties.

Vers l'époque où cette application et cette fusion s'effectuent, le noyau qui, on se le rappelle, formait une lame aplatie et élargie (FIG. 159 à 161), commence à se rétrécir et à prendre la forme d'une tige cylindrique, forme qu'il affecte encore dans le spermatozoïde achevé. Mais tandis que le noyau subit cette transformation, la portion qui le surmonte, — c'est-à-dire la vacuole dont la paroi est fusionnée avec la membrane de la cellule, — conserve au contraire sa forme et son volume. Elle s'élargit même plus tard, car les extrémités inférieures de ses diverticulums latéraux divergent davantage. De cet amincissement du noyau résulte la production des deux saillies latérales que l'on voit déjà se dessiner dans les FIG.

160 et 161, et qui deviennent très prononcées dans les FIG. 162 et 163. Ce sont elles qui vont former les crochets latéraux de l'ancre qui se trouve à l'extrémité antérieure du spermatozoïde mûr et qui est l'analogue du *Kopfkappe* des auteurs allemands et de notre segment procéphalique.

On y remarque encore (FIG. 160, 172 et 185) les deux baguettes divergentes qui se sont formées dans la membrane du noyau; mais, nous devons le dire, plus le spermatozoïde approche de la maturité, plus ces baguettes deviennent difficiles à observer. Vers le stade de la FIG. 160 on les voit souvent se colorer en bleu pâle par le vert de méthyle, comme si elle contenaient des traces de nucléine.

Tels sont les phénomènes qui se passent dans le noyau. La description que nous venons d'esquisser suffira sans doute pour en faire saisir les principaux traits; mais il nous reste à expliquer certaines images que l'on rencontre souvent dans les préparations du testicule et dont nous n'avons pas parlé jusqu'ici.

Et d'abord on trouve assez souvent des noyaux contenant une vacuole interne; les FIG. 165, 168, 178, 179, 180 et 181 en montrent des exemples. On pourrait se demander si elle n'est pas l'origine de la vacuole antérieure. Il ne serait pas impossible en effet qu'elle soit repoussée peu à peu en dehors du noyau, et qu'elle passe ainsi de la phase qui est représentée dans la FIG. 179 à celle que nous indiquons dans les FIG. 152 et 153. C'est la question que nous nous sommes posée au début de nos recherches sur la formation de la vacuole antérieure, alors que nous n'avions point encore suivi jusqu'au bout l'évolution de ces vacuoles internes.

Mais plus tard nous avons dû reconnaître que ces dernières sont purement accidentelles, et sans rapports avec celle qui joue un rôle si important dans la formation du segment procéphalique. En effet une vacuole interne coëxiste parfois avec la vacuole antérieure, comme on peut le voir dans les FIG. 159, 168, 180 et 181. De plus nous n'avons pas rencontré de stade intermédiaire entre celui de la FIG. 178 où la vacuole est centrale, et celui de la FIG. 182, où elle est complètement extérieure au noyau. Enfin une étude attentive permet de reconnaître que la vacuole interne finit par disparaître sans laisser de traces. Il arrive cependant qu'on la retrouve encore à des stades assez avancés de la formation de la tête, ainsi que les FIG. 168 et surtout 159 en font foi.

Une autre particularité, accidentelle aussi dans les cellules spermatiques, c'est la présence d'une enclave albuminoïde à côté du noyau. Nous l'avons observée dans les cellules spermatiques; mais elle est beaucoup

plus apparente dans les métrocytes de toutes générations (FIG. 175). Plus rarement on observe plusieurs petites enclaves analogues. Ce détail n'a pour nous aucune importance; une ou plusieurs enclaves de cette nature peuvent en effet se rencontrer accidentellement dans toute espèce de cellules. Nous n'attribuons à ces corps aucune part dans la formation du spermatozoïde. Si nous avons crû nécessaire d'en signaler l'existence, c'est uniquement parce que nous devons y recourir pour interpréter les descriptions de la formation de la tête données par BÜTSCHLI et DE LA VALETTE St GEORGE.

BÜTSCHLI(1) décrit, à côté du noyau clair des cellules spermatiques, un corps particulier, sombre et non transparent, qu'il appelle *Nebenkern*. Ce corps subit d'abord divers changements. Il se divise en deux parties qui s'allongent puis se resoudent pour constituer un bâtonnet qui unit le noyau, ou *Mittelstück*, au filament caudal qui se forme dans le protoplasme. Nous avons vainement cherché à voir ce *Nebenkern*, et surtout, les diverses phases de son évolution. C'est pourquoi nous pensons que le corps auquel BÜTSCHLI fait jouer un rôle dans la formation de la queue, n'est autre que l'enclave albuminoïde que l'on observe accidentellement dans certaines cellules.

Quant aux deux petits fuseaux issus de ce *Nebenkern* et que BÜTSCHLI dessine avec tant de netteté dans les figures I, 3 et 4 de son mémoire, nous ne savons trop à quoi ils correspondent en réalité.

BÜTSCHLI parle aussi d'un autre corps qui apparaît à l'extrémité opposée du noyau, et qui a lui-même la forme d'un noyau. Il sert, dit-il, a former la fourche qui surmonte le spermatozoïde des locustiens. Ce corps n'est évidemment que la vacuole antérieure dont nous avons parlé; les figures I, 8 et 9 de sa planche XLI ne laissent aucun doute à cet égard.

DE LA VALETTE St GEORGE, plus heureux que nous, a pu observer le fameux *Nebenkern*, sa division en deux parties et sa reconstitution par le rapprochement et la fusion de ses deux moitiés! Aussi s'est-il converti entièrement aux idées de BÜTSCHLI sur la formation de la tête et l'évolution du *Nebenkern*.

Nous serions très heureux d'apprendre comment il faut opérer pour observer ces étranges phénomènes. Jusqu'à preuve du contraire, nous les considérons comme étant dûs à des accidents de préparation ou à une illusion quelconque.

En préparant le contenu du testicule par la méthode que nous avons indiquée p. 56, et en le conservant dans la liqueur modifiée de Ripart et

(1) BÜTSCHLI. Loc. cit.

Petit, nous pensons que, même à l'aide des meilleurs objectifs à immersion homogène (1 12 et 1 18 ZEISS), on ne parviendra à découvrir ces corps ni à leur trouver une relation quelconque avec la formation de la tête. Mais si au contraire l'on négligeait la fixation, si l'on colorait au carmin et si l'on examinait les préparations montées dans un milieu résineux avec des objectifs à sec, peut-être ariverait-on à rencontrer tous les stades décrits par BÜTSCHLI et DE LA VALETTE : une enclave albuminoïde, une petite vacuole, une ou deux anses du filament axial naissant, un fragment d'éléments nucléiniens faisant hernie hors du noyau (FIG. 174),etc. pourraient alors figurer tous ces stades. En étudiant la spermatogénèse des sauterelles, on se convainc facilement de la possibilité d'une semblable illusion. L'étude de la formation de la tête, nous l'avons dit, y est très difficile, — surtout, ceci soit dit en passant, pour ceux qui ont lu les descriptions qui en ont été faites par les auteurs, — et il est aisé de se tromper si l'on ne fait usage à la fois d'objectifs à immersion homogène et de matériaux parfaitement fixés. Telle est sans doute la cause du désaccord si marqué qui existe entre les observations de BÜTSCHLI et DE LA VALETTE St GEORGE et les nôtres.

Un autre détail qui pourrait bien avoir joué un rôle dans la découverte du *Nebenkern*, c'est la présence dans le noyau d'une petite masse irrégulière au milieu des fragments du filament nucléinien. Ce n'est probablement qu'un fragment nucléinien plus gros que les autres, car il a le même aspect et se colore exactement comme ces derniers. Ce fragment est souvent appliqué contre la membrane du noyau; il peut même arriver, surtout si les cellules sont un peu pressées par le couvre-objets, qu'il soulève cette membrane et fasse légèrement saillie à l'extérieur, simulant ainsi le *Nebenkern* ou les fuseaux qui en dérivent. N'étant point parvenu à voir le *Nebenkern* ni les deux fuseaux, nous nous demandons si ce n'est pas à des accidents semblables que BÜTSCHLI et DE LA VALETTE ont fait jouer indûment un rôle particulier.

Certaines de nos figures se rapportant aux sauterelles demandent encore un mot d'explication. Les FIG. 171B et 172B, par exemple, ne paraissent pas se rapporter à la série des phénomènes que nous avons exposés plus haut; leur présence dans les préparations a même ajouté encore aux difficultés que nous avons éprouvées dans l'interprétation des phases auxquelles nous nous sommes arrêté précédemment. Après avoir cherché en vain à les rattacher à la série des FIG. 149 à 163 du *Decticus*, nous avons présumé qu'elles pouvaient bien être des vues de profil des mêmes éléments dont ces séries représentent des vues de face. Pour s'assurer de ce fait il fallait examiner dans ces deux positions une même cellule spermatique. Une simple

pression exercée sur le couvre-objets nous a permis de renverser plusieurs de ces cellules et de les dessiner à la chambre claire dans divers positions, de face d'abord, et de profil ensuite. Les FIG. **171**A et **172**A représentent deux cellules spermatiques vues de face; les FIG. **171**B et **172**B reproduisent les deux mêmes cellules après qu'une pression exercée sur le couvre-objets les eût forcées à se présenter de flanc.

Les FIG. **157**, **158**, **159** et **160** représentent de face des éléments correspondant à ceux qui sont vus de profil dans les FIG. **191**, **192**, **193** et **194**.

Quelques figures (**193** et **194**) montrent en outre, sous la coupe de la vacuole, un petit diverticulum que l'on ne peut distinguer qu'en relevant le foyer du microscope, et qui n'est autre que la portion latérale descendante de la vacuole antérieure, portion qui se trouvera plus tard comprise dans chacune des branches du segment procéphalique. On y distingue plus ou moins bien, suivant les figures, la baguette d'épaississement qui constitue comme le squelette de chaque branche.

La FIG. **195** est intructive. Elle montre que les saillies latérales, qui vont devenir les crochets, en même temps qu'elles se dessinent sur les côtés de la cellule spermatique se projettent aussi en avant, prenant déjà ainsi la direction qu'affectent les crochets achevés (FIG. **162**). On y remarque aussi la baguette oblique rattachée en haut à l'épaississement punctiforme de la membrane du noyau. Les vues de profil montrent aussi que le noyau s'aplatit tout en subissant les premières modifications morphologiques que l'on peut étudier sur les vues de face.

B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme.

Ces phénomènes se réduisent, d'après nous, à la formation du filament axial. Ce filament s'y élabore comme chez les autres insectes. La FIG. **164** le montre inachevé; il n'a pas encore atteint le noyau et se perd dans le reticulum plasmatique.

Il arrive fréquemment, comme nous l'avons vu, que le filament se montre avant que la cellule spermatique ne s'allonge, et il est dans ce cas plus difficile de suivre sa formation. On remarque souvent, dans ces cellules globuleuses, qu'il se forme à partir du noyau, car on n'y trouve fixé parfois qu'un rudiment très court et assez épais de ce filament (FIG. **149**). Nous le répétons, le filament axial, à ce stade, pourrait bien avoir causé les apparences que BÜTSCHLI et DE LA VALETTE S[t] GEORGE ont considérées comme des stades normaux de la formation de la queue au moyen du *Nebenkern* et des

produits de sa scission. Une petite enclave albuminoïde accolée au filament, ainsi que nous l'avons vu dans un cas représenté FIG. 179, peut aussi avoir contribué à cette méprise.

Récapitulons ce que nous venons d'exposer avec quelques détails, dans les pages précédentes, concernant la formation du spermatozoïde des sauterelles; les phénomènes de la deuxième étape étant, comme on a pu le voir, plus compliqués chez les sauterelles que chez les autres insectes. Nous jugeons utile, en terminant leur étude, de résumer ce qu'ils ont de plus fondamental et de plus caractéristique.

A cet effet, nous décrirons brièvement le spermatozoïde à peu près achevé, qui est dessiné dans les FIG. 162 et 163 , en rappelant l'origine de chacune de ses parties.

Ce spermatozoïde constitue une tige cylindrique qui supporte en avant deux pointes latérales unies de manière à former une ancre dont les branches se projettent en avant, et qui se termine en arrière par un filament devenant de plus en plus mince.

Tout d'abord, comment ce spermatozoïde acquiert-il sa forme générale? Nous l'avons vu, la cellule spermatique tout entière s'allonge et s'aplatit, puis se rétrécit, sauf à la partie antérieure où apparaissent les crochets. Tandis que l'étirement se poursuit, la membrane de cette cellule s'applique sur le noyau et sur les parties qui se sont formées dans le protoplasme.

Ensuite, comment s'élabore chacune des parties de ces spermatozoïdes? Le segment procéphalique, en forme d'ancre, dérive des parois d'une vacuole qui apparait au devant du noyau, parois avec lesquelles la membrane de la cellule se fusionne. Les crochets qui portent cette première partie montrent souvent encore une fente dirigée dans le sens de leur axe : c'est un reste de la cavité de cette vacuole. La portion de chaque crochet qui est située au-dessus de cette fente dérive de la paroi supérieure de la vacuole; la portion inférieure à la fente correspond à la paroi antérieure du noyau, qui s'est avancée vers l'intérieur de la vacuole et a donné naissance aux baguettes obliques. Celles-ci n'y sont plus maintenant que difficilement visibles. Le noyau prend donc, à l'aide de la portion antérieure de sa membrane, une certaine part à la formation du segment procéphalique.

La tête, portion cylindrique qui se colore en bleu par le vert de méthyle, provient du noyau dont la nucléine se dissout d'abord dans le plasma nucléaire. Ce noyau s'est ensuite aplati et étiré, en même temps qu'il a émis dans l'intérieur de la vacuole une pointe dont la forme subit

plusieurs changements. Après quoi il s'est rétréci et a pris sa forme définitive, tandis que les deux diverticulums, que ses changements de forme avaient produits dans la vacuole, restaient rigides et se détachaient du filament en formant de chaque côté un crochet saillant.

Enfin la queue, plus mince que la tête et non colorable par le vert de méthyle, dérive d'un filament axial qui s'élabore à la manière ordinaire dans le reticulum plasmatique.

En définitive, c'est la formation de l'étrange segment procéphalique à l'aide d'une vacuole qui donne au spermatozoïde des sauterelles un facies si caractéristique et qui ne se retrouve chez aucun autre orthoptère.

D'autres insectes du même groupe présentent encore des particularités intéressantes, mais toute différentes de celles que nous venons d'étudier, comme aussi de toutes celles que nous avons rencontrées chez les insectes. Nous faisons allusion à la *Libellula depressa*.

Il nous parait intéressant de donner une description rapide des phénomènes, plus simples mais non moins singuliers, dont se compose la deuxième étape chez cet insecte. Nous avons décrit déjà le changement de forme de la cellule spermatique, changement qui est dû à un étirement bipolaire; et nous avons vu que cet étirement semble se produire sous l'action d'un corps filamenteux qui se colore par le vert de méthyle. Ce corps n'est autre que la tête du spermatozoïde, il dérive donc du noyau. Mais sa formation aux dépens de cet élément se fait d'une manière particulière.

Prenons pour point de départ la cellule spermatique de la FIG. **200** qui n'a pas encore subi de modification.

Le noyau de cette cellule contient un filament nucléinien, court et épais, ne décrivant qu'une petit nombre de circonvolutions. Ce filament dans les FIG. **201** et **202** s'est épaissi et déroulé modérément. Dans les FIG. **203** et **204** ces deux modifications se sont accentuées davantage; de plus la membrane du noyau a disparu et le filament nucléinien se trouve plongé dans le cytoplasma. On voit dans les FIG. **205**, **206** et **207** ce filament se dérouler, s'étendre et forcer ainsi la cellule tout entière à s'allonger. On peut constater que, tandis que ces modifications s'opèrent, le protoplasme de la cellule disparaît insensiblement; il n'en reste dans la FIG. **208** que de faibles traces sous la membrane et, dans la FIG. **209**, la membrane elle-même s'est appliquée sur le filament nucléinien d'une manière si intime qu'il n'est plus possible de l'en distinguer. Mais, vers la fin de l'étirement, on voit se dessiner à l'une des extrémités du filament une petite portion qui demeure

incolore dans le vert de méthyle, et qui constitue le faible segment caudal du spermatozoïde; il représente le reste du cytoplasma.

Il n'est pas possible de distinguer dans ce rudiment de queue le moindre vestige d'un filament axial; la queue tout entière est elle-même peu visible. Sa longueur est variable, comme on peut le constater en comparant les FIG. 209 à 213. Elle paraît s'allonger un peu à mesure que l'élément approche de la maturité, tandis que la portion céphalique se raccourcit. On observe souvent à l'extrémité antérieure du spermatozoïde un petit globule incolore (FIG. 211, 212 et 213) qui représente le segment procéphalique.

Ce mode de formation du spermatozoïde a des analogies avec celui qu'on observe chez certains aranéides et qui sera décrit plus loin.

Noyau femelle.

Nous n'avons pas observé de noyau femelle chez les orthoptères. Les faisceaux de spermatozoïdes y sont d'ordinaire si volumineux que ce noyau pourrait bien y rester inclus sans paraître à l'extérieur. Disons toutefois que nous n'avons point fait de recherches spéciales sur ce point.

Résumé de la deuxième étape.

1° Le spermatozoïde acquiert sa forme définitive par un étirement de la cellule spermatique, se produisant à des instants variables.

Chez la plupart des orthoptères cet étirement est unipolaire : *Periplaneta, Blatta, Forficula, Gryllus, Locusta, Decticus, Œdipoda, Meconema.*

Chez le *Libellula depressa* il est bipolaire.

Dans les cas exceptionnels, où il se forme plusieurs spermatozoïdes dans une cellule, celle-ci subit de même un étirement vers la fin duquel les spermatozoïdes se partagent sa substance.

2° Partout, la tête du spermatozoïde dérive exclusivement du noyau.

3° Chez les sauterelles il apparaît, au devant du noyau, une vacuole qui sert à la formation du segment procéphalique ayant la forme d'une ancre.

4° Le filament caudal s'élabore dans le protoplasme de la cellule spermatique.

5° Nous n'avons pas observé de noyau femelle.

Troisième étape.

La constitution du sperme est aussi variable chez les orthoptères que chez les coléoptères : tantôt les spermatozoïdes y sont libres, d'autres fois ils y sont réunis en spermatophores.

Citons, comme exemple du premier cas, les blattes dont le sperme est un liquide épais, renfermant une masse de spermatozoïdes qui n'affectent les uns vis-à-vis des autres aucune disposition fixe. Chez ces animaux, les faisceaux arrivés à maturité se rompent, et les spermatozoïdes se dispersent et s'entremêlent, de manière à former une masse homogène qui est transportée dans la femelle sans l'aide d'aucune production particulière.

Au contraire, chez le groupe des *Saltatoria*, il se forme généralement un appareil spécial destiné à ce transport.

C'est ainsi que, dans le *Gryllus*, on trouve dans le canal déférent, peu de temps avant l'accouplement, une capsule à parois chitineuses, anhistes et très résistantes. Cette capsule est un volumineux spermatophore qui contient toute la masse de sperme qui sera émise pendant l'accouplement.

Lespès (1), qui a très bien étudié ces spermatophores, a observé qu'il s'en forme un seul avant chaque accouplement, et que leur élaboration se fait rapidement.

Sur le mode de formation de cette capsule on ne peut faire que des hypothèses. La coque chitineuse qui en constitue la paroi ressemble, il est vrai, à une cuticule, mais elle diffère des vraies cuticules par son origine. Les cuticules dérivent en effet d'une couche de cellules dont le protoplasme se différentie et se transforme progressivement; la coque dont nous parlons s'établit au contraire tout autour d'une petite portion d'un liquide visqueux, qui se trouve isolée dans la partie inférieure du canal déférent. Il semble que sa formation est plutôt due à la présence d'un ferment coagulant, sécrété par l'épithélium du canal, agissant sur les substances dissoutes dans le sperme ou, peut-être aussi, sur une autre substance qu'elles déverseraient elles-mêmes dans le tube pour la coaguler ensuite. En tout cas, la coque dont nous parlons ne dérive pas directement du protoplasme, elle se forme en dehors des cellules; bien que semblable à une cuticule, elle constitue donc une production de valeur différente. Si sa composition est la même que celle des cuticules ordinaires des insectes, son mode de formation indique qu'il peut se passer dans les liquides qui remplissent certaines cavités limitées par des

---

(1) Lespès. Loc. cit.

cellules, telles que celle du canal déférent, des phénomènes chimiques identiques ou analogues à ceux qui ont pour siège le protoplasme lui-même. LESPÈS a vu que le spermatophore, peu de temps après son arrivée dans les organes femelles, se brise, et se vide de spermatozoïdes. Ses restes ne tardent pas à être expulsés; il ne sert donc qu'au transport du sperme. Il semble rendu nécessaire par la disposition particulière des organes mâles, car, d'après la description de l'accouplement esquissée par LESPÈS, il joue le rôle d'organe copulateur.

Le spermatophore du grillon diffère notablement de ceux des coléoptères. Bien que la dénomination de spermatophore, prise dans le sens que nous avons défini p. 36, puisse à la rigueur lui être appliquée, ainsi que l'a fait LESPÈS, nous trouvons préférable cependant de désigner des appareils de ce genre sous le nom de *capsule spermatique*, pour éviter de confondre, sous un même terme, deux productions qui sont si distinctes l'une de l'autre tant par leur constitution que par leur usage.

Chez les sauterelles les spermatophores sont des corps d'une tout autre nature. Ils constituent des faisceaux assez analogues aux spermatophores des féronides; mais ils diffèrent cependant de ces derniers par l'absence d'un axe de soie. Ce n'est pas en se fixant sur un axe semblable que ces faisceaux s'organisent chez les sauterelles, c'est par l'assemblage et l'agencement particulier d'un certain nombre de spermatozoïdes qui se soudent, ou du moins adhérent l'un à l'autre par une petite portion de leur tête. La FIG. **173** représente un tronçon de spermatophore tiré de la vésicule copulative d'une femelle de *Decticus verrucivorus*, et la FIG. **239** un spermatophore entier, vu sous un faible grossissement (D, 1 ZEISS). Ces faisceaux sont renfermés dans des capsules en forme de bouteille, analogues à la capsule spermatique du *Gryllus*; seulement les spermatozoïdes qu'elles contiennent se sont réunis en spermatophores, au lieu de rester libres comme chez cet insecte; ce sont donc des *capsules spermatiques à spermatophores*. Leur formation doit être semblable à celle de la capsule spermatique du grillon. VON SIEBOLD les a vues chez le mâle, mais nous n'avons pu contrôler cette observation.

Quant aux spermatophores proprement dits, leur étude est très ardue. Il est en effet difficile de reconnaitre la disposition qu'affectent les spermatozoïdes qui les constituent. Nous n'avons malheureusement disposé que d'un petit nombre de préparations, et l'hiver est venu interrompre nos recherches sur cet objet qui demande à être étudié à frais et traité de diverses manières. Nous croyons toutefois avoir compris la disposition des sperma-

tozoïdes, assez bien pour pouvoir expliquer toutes les apparences qui en résultent.

Notons encore que cet objet est aussi difficile à dessiner qu'à étudier, même en employant les meilleurs objectifs.

Ces spermatophores s'organisent dans la partie inférieure du canal déférent; mais nous n'avons pu trouver dans cet organe que quelques-unes des premières phases de leur formation (FIG. **174** et **229**). L'examen du contenu des organes femelles nous a été plus utile dans l'étude de leur constitution. Divers groupements de spermatozoïdes, extraits des oviductes où les spermatophores se disloquent, et représentant par suite diverses phases de leur désagrégation, nous ont permis de compléter les observations que nous avons faites chez le mâle (FIG. **230** à **238**).

Les FIG. **173**, **174** et **229**, représentent trois stades que l'on observe communément dans le canal déférent, avant la formation des capsules spermatiques. Mais, avant de nous livrer à aucune considération à leur égard, disons que les spermatophores des sauterelles ne sont que des faisceaux, ou si l'on veut des colonies spermatiques transformées; leurs éléments constitutifs sont disposés les uns à la suite des autres, de manière à former un corps allongé et semblable à une plume.

Une des premières phases de la transformation de la colonie spermatique en spermatophore est représentée dans la FIG. **173**. Comme on peut le voir, la membrane de cette colonie n'existe plus; elle a été résorbée en même temps que le protoplasme qui, au début, contenait la masse des spermatozoïdes en formation. Une autre modification s'observe encore dans cette figure. Les spermatozoïdes, qui précédemment ne formaient comme chez les autres insectes, qu'un seul amas homogène et sans disposition particulière apparente, se sont divisés en petits groupes de 3 à 15 individus. Dans ces groupes, les spermatozoïdes ne sont plus simplement accolés sans ordre, ils sont au contraire disposés très régulièrement les uns derrière les autres. Ce faisceau renferme déjà deux espèces de groupement, représentant deux stades de l'arrangement définitif. La première sorte, dont un exemple est dessiné de profil et sous un plus fort grossissement dans la FIG. **229**, est caractérisée par ce que les spermatozoïdes sont placés seulement l'un derrière l'autre, sans être encore intimement accolés. Pour passer au stade de la seconde espèce de groupement, représenté dans la FIG. **174**, les spermatozoïdes ont dû subir, les uns par rapport aux autres, un mouvement de glissement dans la direction de leur axe longitudinal, et en même temps se serrer davantage les uns contre les autres. Ces mouvements ont eu pour effet de rendre

leurs rapports mutuels plus intimes : les spermatozoïdes sont maintenant placés pour ainsi dire l'un dans l'autre. Le premier, situé en *a* dans la FIG. 229, supporte le second sur les branches de son ancre procéphalique; le second porte le troisième de la même manière, et cette disposition se répète dans le reste du petit faisceau, de telle sorte que, si l'on voulait suspendre ce faisceau, il suffirait de fixer l'extrémité caudale du premier spermatozoïde *a* qui supporte tous les autres.

Pour que cet arrangement puisse se produire, il faut que l'extrémité antérieure des spermatozoïdes subisse quelques modifications. En effet la tige de l'ancre procéphalique se fléchit sur elle-même dans le sens postéro-antérieur; cette flexion se produit un peu au-dessus de la naissance des bras de l'ancre, en un point désigné dans la FIG. 231 par la lettre *f*, où l'on observe un angle très net. La petite portion infléchie *i, f*, de chaque spermatozoïde, contribue à supporter le spermatozoïde suivant. Cette FIG. 231 représente en réalité non pas un stade de la formation du spermatophore, mais bien un fragment résultant de sa rupture et qui a été observé, au milieu d'un grand nombre de ses pareils, dans la préparation du contenu de l'oviducte. Mais il ne nous en apprend pas moins ce qui se doit produire dans les petits faisceaux qui passent du stade de la FIG. 229 à celui de la FIG. 174 Ce groupement représente donc un tronçon de spermatophore vu de profil. C'est pourquoi on ne voit, en *b*, qu'un seul bras de l'ancre procéphalique, l'autre bras, situé en-dessous, est caché par le premier, ainsi qu'il est facile de se le représenter. C'est la disposition qu'affectent les spermatozoïdes dans le spermatophore achevé.

Que tous les petits faisceaux qui s'édifient séparément dans la colonie spermatique de la FIG. 173, s'assemblent, en prenant les uns par rapport aux autres la disposition qu'ont prise les spermatozoïdes eux-mêmes, et cette colonie se trouvera transformée en un spermatophore semblable à celui de la FIG. 239.

Il nous reste maintenant, pour achever la description du spermatophore, à donner quelques mots d'explication sur les autres figures qui s'y rapportent.

La FIG. 230 montre des spermatophores orientés de telle manière que chacun des spermatozoïdes qui le composent offre à la vue celle de ses faces que nous avons précédemment appelée face antérieure, c'est-à-dire la face sur laquelle proéminent les bras de l'ancre. C'est donc l'espace compris dans l'écartement de ces bras qui se présente à l'œil de l'observateur.

L'ensemble de tous les bras, *b*, appliqués l'un à l'autre à la façon que nous avons décrite plus haut, constitue donc une gouttière qui, dans

cette figure est ouverte en avant. Toutes les queues des spermatozoïdes, *q*, que l'on voit sur les côtés, s'élancent donc du dos de cette gouttière qui cache leur portion céphalique.

On voit à l'une des extrémités de ce tronçon un spermatozoïde détaché des autres : une courte portion de sa tête est ainsi devenue visible.

Tandis que les bords de la gouttière présentent une striation oblique, produite par les bras accolés, la partie qui en constitue le fond parait au contraire formée d'une substance homogène, et ne laisse voir aucun détail de structure. Il y a donc dans ce spermatophore un axe solide. A la suite d'un examen superficiel de ce tronçon, on pourrait se demander s'il n'y a pas là un élément formé d'une substance étrangère aux spermatozoïdes, semblable à l'axe de soie du spermatophore des féronides. Il n'en est rien cependant. Cet axe homogène formant le fond de la gouttière, est constitué par les parties infléchies (FIG. **231**) des spermatozoïdes, parties qui se sont soudées intimement l'une à l'autre. Les spermatophores qui présentent un axe homogène, nous devons le dire, sont rares; ordinairement cet axe porte des stries transversales parallèles, coïncidant avec les stries obliques des bords, et appartenant chacune à des spermatozoïdes différents. Ces parties, dans le spermatophore figuré, sont soudées et confondues, au point qu'il n'est plus possible de les résoudre, même avec l'objectif **1/18** à immersion homogène.

C'est cette soudure des spermatozoïdes qui donne à l'édifice du spermatophore sa solidité. Elle est très intime, nous venons de le voir, mais elle n'existe que sur une très faible surface; elle ne se produit, pensons nous, qu'entre la partie des spermatozoïdes qui est infléchie, partie que nous désignons par *i*, *f*, dans la vue du profil de la FIG. **231**, et par *x*, *y*, dans la vue de face des FIG. **232** et **233**.

On remarque dans ces FIG. **232** et **233** deux petites portions épaissies ou élargies, situées à la base des bras de l'ancre, en dehors des portions *x*, *y*; elles y sont désignées par les lettres *yz* et *xz*. Ce sont, nous parait-il, ces portions — qui ne se soudent pas entre elles —, qui produisent dans le spermatophore entier ces petits traits transversaux que l'on remarque sur toute sa longueur, de chaque côté de l'axe homogène. Nous le répétons, tous ces détails sont très difficiles à résoudre et à interpréter. Le relief y est ordinairement peu apparent, et la transparence du segment procéphalique, ou de l'ancre, qui ne se colore pas par le vert de méthyle, n'est pas la moindre cause des difficultés que l'on éprouve à se figurer la disposition et la projection des diverses parties du spermatophore, et à démêler les

apparences qui se présentent à l'œil. Aussi, nous avons trouvé avantageux de colorer ces parties, en leur faisant subir l'action d'un réactif colorant des matières albuminoïdes. Nous avons employé à cet effet l'acide osmique iodé, réactif dont l'emploi est habituel dans notre laboratoire. Nous le préparons en ajoutant à la solution d'acide osmique à 2 °/₀, une petite quantité d'une solution concentrée d'iode dans l'iodure de potassium. Cette solution a sur la solution ordinaire l'avantage de fixer énergiquement et de conserver les matériaux auxquels elle imprime une coloration très vive.

Certains débris de spermatophores que l'on trouve dans l'oviducte sont utiles pour se représenter l'agencement des spermatozoïdes. Ce sont des portions de la gouttière seule, débarrassées des filaments spermatiques qui s'attachent à son arête dorsale. La FIG. 234 en représente un exemple; elle montre un tronçon de gouttière vu par sa face convexe. On constate que la cavité de la gouttière est formée par l'ensemble des espaces qui séparent les bras des ancres accolées.

On voit dans la FIG. 235 un tronçon semblable, mais dont les différentes pièces, qui constituent la gouttière, sont décollées et déjà séparées l'une de l'autre. Enfin dans les FIG. 232 et 233 on aperçoit directement de face, et non plus obliquement comme dans les FIG. 234 et 235, des ancres isolées. Dans la FIG. 237 on a figuré un groupe de deux spermatozoïdes, résultant d'un spermatophore en destruction dans l'oviducte; ils ont la même disposition et sont vus de la même manière que celui qui est dessiné dans la FIG. 174, et qui représente un stade de l'édification du spermatophore observé chez le mâle. Dans la FIG. 236 nous donnons un exemple de spermatozoïde provenant aussi d'un spermatophore démonté. Ce spermatozoïde est encore complet, comme ceux qui sont figurés en *c*; mais les bras de l'ancre divergent plus fortement que dans les autres et s'incurvent davantage en dehors. De tels spermatozoïdes se rencontrent en grand nombre avec les autres débris des spermatophores. La coexistence de ces éléments avec des fragments de la gouttière, débarrassés des queues, nous met dans l'impossibilité de décider si la dissolution normale des spermatophores dans les organes femelles résulte de la simple séparation des spermatozoïdes, ou si elle est due à une fracture de chacun de ces éléments au niveau de la flexion *f*. Dans cette dernière hypothèse la présence de ces fragments de gouttière libres et assez longs, que l'on rencontre fréquemment dans l'oviducte serait normale. Notons que l'une et l'autre de ces altérations du spermatophore pourraient résulter des manipulations qu'on leur fait subir en les préparant.

Nous avons à citer une dernière apparence que nous avons eue plusieurs fois sous les yeux, et qui semble aller à l'encontre de l'interprétation que nous venons de donner de la structure du spermatophore. On trouve en effet certains fragments de spermatophores dans lesquels les spermatozoïdes vus de profil se présentent de deux manières différentes : les uns dirigent leur ancre d'une côté, les autres la dirigent dans une direction opposée (FIG. 238). A la vue d'un tel groupement, on se demande si l'on a sous les yeux un tronçon vu de profil, ou bien un tronçon vu de face. Dans cette dernière hypothèse, il faudrait que le spermatophore présentât deux gouttières, accolées l'une à l'autre par leur bord convexe, et dirigées en sens opposé, puisque les deux parois de la gouttière sont formées par les deux bras des ancres. Mais cette hypothèse est en opposition avec toutes les phases de la formation du spermatophore, ainsi qu'avec celles de sa dislocation dans l'oviducte.

On peut du reste se figurer qu'un spermatophore en voie de désagrégation, dans lequel les spermatozoïdes n'adhèrent plus l'un à l'autre, ait subi de la part de l'aiguille ou du scalpel une action légère ayant pour effet de faire tomber ces éléments les uns du côté gauche, les autres du côté droit.

Toutefois nous n'avons point d'opinon bien arrêtée sur l'interprétation qu'il faut donner à ces apparences; mais nous tenions à les mentionner, parce que nous savons qu'un fait inexpliqué peut souvent prendre une importance imprévue dans l'étude d'un objet difficile, et mérite toujours d'être signalé.

En ce qui concerne la structure du spermatophore achevé des locustiens, notre manière de voir est donc d'accord avec l'explication qu'en a donnée VON SIEBOLD dans le remarquable travail que nous avons cité plus haut(1). Notons cependant que nous n'avons jamais vu les bras de l'ancre du spermatozoïde du *Decticus verrucivorus* porter à leur extrémité une petite portion infléchie vers l'axe, ainsi que le figure le savant professeur. Au contraire nous avons toujours vu ces extrémités s'incurver légèrement en dehors, FIG. 236. Quant à la disposition que prennent les spermatozoïdes chez le mâle lorsqu'ils s'associent en spermatophores, VON SIEBOLD ne l'explique pas nettement, et ses dessins, qui sont du reste fort insuffisants, ne nous en font pas saisir le mécanisme. Il n'a pas remarqué que c'est lorsqu'ils sont encore réunis en un faisceau que les spermatozoïdes, issus d'une colonie spermatique, se groupent en faisceaux secondaires à la manière que nous

(1) VON SIEBOLD. *Ueber die Sperm. d. Locustinen*, Tab. XIV, fig. 5. — Nov. Act. Vol. XXI.

avons décrite; il ne figure qu'un seul de ces derniers groupements et n'indique pas clairement les rapports de la disposition qu'il y donne aux spermatozoïdes avec celle qu'ils affectent dans le spermatophore achevé. Mais, nous le répétons, à part ces détails, nous admettons, au sujet de la structure des spermatophores, la manière de voir de VON SIEBOLD.

E. Hémiptères.

Nous avons étudié dans ce groupe les genres suivants : *Aphrophora*, *Hydrometra*, *Nepa* et *Notonecta*. Les phénomènes de la spermatogénèse y sont fort simples et présentent peu de particularités dignes d'être mentionnées.

Première étape.

Pas plus chez les hémiptères que dans les autres ordres, nous n'avons recherché les métrocytes primordiales. Nous avons rencontré de jeunes testicules chez l'*Aphrophora spumaria* et la *Nepa cinerea*. Ils contenaient de petites cellules uninucléées, dont la multiplication se faisait par segmentation binaire, comme chez beaucoup d'autres insectes. Si l'on examine le contenu de ces organes, à différents âges, on y voit les cellules multinucléées apparaître à un moment donné; celles-ci présentent ensuite toutes les phases de la formation endogène, et donnent naissance à des colonies semblables à celles des autres groupes (FIG. **217**). La segmentation binaire se fait aussi dans ces colonies, comme partout ailleurs, et produit l'augmentation numérique des cellules qui les constituent.

Deuxième étape.

L'allongement des cellules spermatiques ne présente rien de particulier. Il est unipolaire au début, mais il devient souvent bipolaire vers la fin, comme c'est le cas chez la *Velia currens* dont les spermatozoïdes possèdent un segment procéphalique d'une longueur remarquable (FIG. **226**).

Les différentiations internes comprennent, comme d'ordinaire, la transformation du noyau en tête et la formation d'un filament axial.

Les FIG. **218** à **225** montrent la formation de la tête chez l'*Aphrophora spumaria*. Le noyau de la cellule spermatique de la FIG. **218** n'a pas encore subi de modification; il contient un filament nucléinien assez gros

et formant une pelotte peu serrée. Dans la FIG. 219 on observe que ce filament se déroule un peu; de plus il paraît segmenté, et ses tronçons se rangent à la périphérie du noyau, où on les voit blottis contre la membrane. Ce mouvement de l'élément nucléinien a pour effet, ordinairement du moins, de produire au centre du noyau un espace vide, semblable à une vacuole. Il se produit peu après un phénomène que l'on observe presque toujours pendant la formation de la tête, c'est la fusion de tout l'élément nucléinien en une seule masse amorphe. Chez l'aphrophore cette fusion a généralement pour conséquence la formation d'une couche homogène, colorable par le vert de méthyle, qui demeure accolée à la membrane et entoure l'espace vide qui persiste (FIG. 223). En même temps survient l'allongement du noyau qui a pour résultat de faire passer le noyau de la forme sphérique à la forme d'un fuseau effilé aux deux bouts (FIG. 221 à 223), et enfin à celle d'une baguette cylindrique (FIG. 224 et 225). Si le noyau s'allonge, il est naturel que l'espace central vide prenne aussi une forme allongée; c'est ce que l'on voit dans la FIG. 223. Dans cette figure cet espace est réduit à une simple fente qui finira par s'oblitérer complètement. Au cours de l'allongement du noyau, il apparait ordinairement chez l'aphrophore une petite vacuole antérieure, analogue à celle que nous avons étudiée chez les sauterelles. Ce fait se produit du reste chez beaucoup d'autres animaux; ils se produit également chez les insectes, bien que nous ayons omis à dessein d'en parler avant d'entamer le chapitre des orthoptères. Non plus que chez les sauterelles nous n'avons pu reconnaître si elle naît du noyau, ou si elle se forme dans le cytoplasma. La vacuole centrale ne paraît pas donner naissance à cette vacuole antérieure. En effet ces deux vacuoles coexistent ordinairement, ainsi qu'on le voit dans la FIG. 223, où elles ne communiquent pas l'une avec l'autre, mais demeurent séparées par une bande de substance homogène.

Le rôle de cette vacuole antérieure nous est moins bien connu que chez les sauterelles; il nous semble même qu'elle n'a qu'une existence passagère, et ne joue aucun rôle appréciable dans la formation du spermatozoïde. Sur des spermatozoïdes que nous avions extraits de la vésicule copulative d'une femelle, cette vacuole avait en effet disparu, et le segment procéphalique n'était visible que sur un petit nombre d'entre eux, sous la forme d'une très courte portion incolore.

Notons que la vacuole centrale, bien que s'observant très communément, peut cependant faire défaut, ainsi que le montre la FIG. 222. Nous ne l'avons remarquée que dans le genre *Aphrophora*.

Le filament axial se forme, à la manière habituelle, dans le cytoplasma.

Élément femelle.

Nous n'avons pas vu de noyau femelle chez l'*Aphrophora*. Loin de nous cependant la pensée d'affirmer qu'il n'existe pas; il pourrait fort bien rester caché dans le faisceau de spermatozoïdes, ou se résorber de bonne heure avant qu'il ait eu le temps de gagner la périphérie de la colonie. Rappelons que ce fait se produit souvent chez divers coléoptères et, entre autres, chez le *Geotrupes*.

Mais le noyau femelle existe chez d'autres hémiptères. La FIG. **226** le montre dans un faisceau de *Velia currens*. Chez cet insecte, il y en a tantôt un seul, tantôt plusieurs. Le protoplasme, ainsi qu'on le voit dans cette même figure, devient très abondant à la partie antérieure du faisceau.

Chez la *Notonecta glauca*, il y a toujours un grand nombre de noyaux femelles (FIG. **227**).

Troisième étape.

Les dimensions des spermatozoïdes adultes des hémiptères sont variables dans de larges limites. Ceux des aphrophores, d'une part, et ceux des notonectes, de l'autre (FIG. **227**), représentent à peu près les deux termes extrêmes de la grandeur qu'ils peuvent atteindre dans ce groupe. Ceux des *Velia* (FIG. **226**) sont déjà d'une dimension considérable; ceux des *Nepa* sont également fort longs. Mais c'est la *Notonecta glauca* qui possède les spermatozoïdes les plus longs et les plus gros que nous connaissions, ils ont en effet un centimètre et demi de longueur; ceux des *Lithobius* peuvent seuls eur être comparés sous le rapport de la taille.

En général, leur longueur est considérable dans tout le groupe des hydrocores. Leur épaisseur est grande aussi, mais elle varie; très souvent elle est moindre à l'extrémité céphalique que sur le reste de leur longueur; c'est ce que l'on remarque dans la FIG. **226**. La FIG. **227** représente les énormes faisceaux de *Notonecta glauca*; elle ne montre que la partie où les spermatozoïdes deviennent très minces.

Nous n'avons point vu de spermatophores chez les hémiptères indigènes que nous avons étudiés. Les faisceaux de spermatozoïdes s'y désagrègent avant l'accouplement.

Mais il existe des spermatophores dans certaines espèces exotiques; c'est ainsi que DUJARDIN en figure un dans une cigale (*Tettigonia*), et LEYDIG, dans la *Cercopis spumaria*. N'ayant pas eu ces insectes à notre disposition, nous sommes forcé de renvoyer aux figures que ces auteurs en

ont données : elles sont malheureusement petites et peu démonstratives. Toutefois elles nous paraissent représenter des formations analogues aux spermatophores des *Helops* ou à ceux des *Decticus*.

F. Névroptères.

La première étape, dans cet ordre, ne présente que les phénomènes les plus communément observés chez les insectes, c'est-à-dire qu'une période de segmentation pure fait suite à une période où la formation endogène alterne avec la segmentation (*Panorpa*).

De même, la seconde étape n'offre pas d'intérêt particulier. La FIG. **214** montre que l'évolution de la cellule spermatique s'y fait suivant le mode le plus ordinaire. On y constate en effet les phénomènes suivants :

La cellule subit un étirement unipolaire;

L'élément nucléinien du noyau se fusionne;

Le noyau s'allonge ensuite en fuseau pour former la tête.

On y voit aussi qu'un filament axial s'élabore dans le cytoplasma.

Nous n'avons observé dans les insectes de cet ordre qu'un seul noyau femelle.

Chez la *Phryganea pilosa* les spermatozoïdes prennent ordinairement un arrangement particulier : ils se disposent en une boucle entourant le noyau femelle, FIG. **215**. Dans cette figure le noyau femelle est déjà en voie de résorption.

Aucun névroptère ne nous a offert de spermatophores.

G. Hyménoptères.

Nos observations sur les insectes de cet ordre sont très incomplètes. Les mâles des hyménoptères sont en effet relativement rares dans les espèces de nos contrées et de plus, sur un assez grand nombre d'individus que nous avons sacrifiés, il s'en est trouvé fort peu dans lesquels la formation des spermatozoïdes ne fut presque achevée. Toutefois des observations faites longtemps avant d'entreprendre le présent travail, et dont nous n'avons pas pris de croquis, nous ont appris que les deux premières étapes y présentent des phénomènes normaux. Nous avons vu chez un *Pimpla manifestator* et chez une *Tenthredo*, des cellules multinucléées et des colonies ordinaires. Nous avons remarqué aussi des noyaux où la nucléine était fusionnée en une petite sphère, dans un faisceau dont le développement était en

retard sur ses congénères, chez l'*Amblyteles oratorius*. Ce fait nous permet de croire que la deuxième étape est normale aussi.

Les faisceaux de spermatozoïdes, chez les ichneumonides, ne se dissocient pas dans le mâle; ils subissent des phénomènes analogues à ceux que nous avons signalés chez le *Calosoma inquisitor*, p. 85. En effet les spermatozoïdes s'ordonnent régulièrement, et il se forme, à l'extrémité de leurs têtes, une petite pièce solide qui les emprisonne toutes. De même que chez certains coléoptères, c'est par une différentiation du protoplasme, resté libre dans le faisceau, que s'organise cette petite pièce qui transforme les faisceaux en spermatophores en bouquet. Cette pièce n'a pas ici la forme d'une mince nacelle, mais plutôt celle d'un petit culot massif (FIG. **228**). Nous avons trouvé des spermatozoïdes en cet état, à l'intérieur de la femelle de deux ichneumonides.

III.

Arachnides.

Les trois étapes de l'élaboration du spermatozoïde présentent, dans toute la classe des arachnides, les mêmes phénomènes fondamentaux que chez les insectes. Aussi serons-nous bref dans la description des processus, dont nos figures représentent les phases principales; nous nous arrêterons seulement à l'explication de quelques détails qui donnent à ces phénomènes, dans certains ordres de cette classe, et entre autres chez les aranéides et les phalangides, un facies tout différent de celui qu'elle affecte chez les insectes, ainsi qu'un simple coup d'œil jeté sur les FIG. **240** à **310** de notre planche VII, permettra au lecteur de le remarquer.

La méthode générale de préparation que nous avons indiquée p. 56, à propos des insectes, est aussi celle que nous avons appliquée aux éléments spermatiques des arachnides.

Première étape.

Chez les aranéides, aussi bien que chez les phalangides et les scorpionides, le contenu testiculaire, examiné au commencement de l'hiver, est formé de petites cellules uninucléées. Quelques mois plus tard, on peut observer que beaucoup de ces cellules ont augmenté de volume; c'est l'indice auquel on reconnaît celles d'entre elles qui vont entrer en activité pour produire les spermatozoïdes de la saison suivante. Ces cellules possèdent à ce moment, chez les aranéides et les phalangides, un noyau trés volumineux, où le boyau nucléinien, gros et court, porte souvent des stries transversales, facilement discernables à l'aide de l'objectif **1/18** de Zeiss. La FIG. **240** représente une cellule de cette espèce provenant de la *Tetragnatha extensa*.

Nous n'avons pas vu les métrocytes présentant ces caractères subir la segmentation binaire, et nous pensons que, le plus souvent du moins, elles deviennent multinucléées dès leur entrée en activité, et donnent naissance sans tarder à des colonies de nouvelles métrocytes. Les FIG. **241**, **242** et **243** montrent respectivement, chez la *Tetragnatha*, trois stades de la multiplication nucléaire qui se produit au sein de ces cellules; on remarque, dans ces

figures, que leurs noyaux sont d'autant moins volumineux qu'ils y existent en plus grand nombre : observation que nous avons déjà faite chez tous les insectes. Le filament nucléinien subit dans la même mesure une diminution d'épaisseur, mais d'autre part il devient plus long, et la pelotte qu'il constitue est plus serrée. Il reste cependant toujours parfaitement distinct. C'est donc à tort que BLANC(1) attribue au noyau des cellules testiculaires un contenu granuleux. L'apparence granuleuse que présente cet élément est due à ce que les anses nucléiniennes, vues en coupe optique, peuvent être prises pour autant de granules arrondis. Si cet auteur eût appliqué le vert de méthyle à des matériaux bien traités, il n'eut pas manqué d'y reconnaître la structure filamenteuse si évidente de l'élément nucléinien.

BLANC dessine très exactement certains noyaux; les FIG. **9** *c* et **10** *d*, de sa planche V, représentent en effet une apparence que l'on observe très souvent : ce sont des noyaux dont les anses nucléiniennes sont disposées parallèlement. Vues par l'un des pôles du noyau, les anses présentent alors la disposition radiée qui est reproduite dans ces figures (2). Mais, chose étrange, BLANC considère les anses, qui pour lui sont des bâtonnets séparés, comme des corpuscules albuminoïdes, et il attribue leur formation à un phénomène de dégénérescence qui se produirait communément dans les testicules des phalangides. Il confond ces corps avec d'autres granules d'aspect semblable, qui apparaissent souvent dans le protoplasme des cellules testiculaires, et qui ne sont que des enclaves albuminoïdes. GROBBEN avait déjà signalé cette prétendue dégénérescence chez d'autres arthropodes. La confusion faite par ces deux auteurs entre des corps nucléiniens et des enclaves albuminoïdes montre, une fois de plus, que le vert de méthyle et les réactifs chimiques de la nucléine sont, à l'heure qu'il est, les seuls moyens qui permettent de marcher sûrement dans l'étude du noyau.

Le nombre de noyaux qui se forment dans les cellules multinucléées de cette première génération ne dépasse guère une douzaine, chez les aranéides et les phalangides, lorsque survient la division du protoplasme. Il en résulte que les premières colonies de métrocytes ne sont elles-mêmes composées que d'une douzaine de cellules, au moment de leur formation.

Les FIG. **259** et **244** représentent des colonies à ce stade chez la *Tegenaria atrica* et la *Tetragnatha extensa*.

---

(1) BLANC. Loc. cit.

(2) Voir J. B. CARNOY. *La cytodiérèse chez les arthropodes*. PL. V, FIG. **165** et **198**.

De même que chez les insectes, les cellules-filles, nées simultanément par voie endogène, ne tardent pas à proliférer elles-mêmes, et c'est généralement la segmentation binaire qui s'observe au début de leur entrée en activité (FIG. **245**); ce qui revient à dire que la division du protoplasme y suit de près la division nucléaire. Mais bientôt les cellules multinucléées reparaissent. Le sort ultérieur de ces dernières est variable. Tantôt la division protoplasmatique s'y opère et donne naissance à des colonies formées d'un nombre plus ou moins grand de cellules (FIG. **257**). Celles-ci peuvent encore se multiplier par segmentation binaire et engendrer de petites cellules spermatiques uninucléées (FIG. **264** et **296**), qui souvent demeurent unies en colonies.

Mais d'autres fois leur protoplasme ne se divise plus, et alors encore on voit les cellules spermatiques donner naissance à plusieurs spermatozoïdes (FIG. **253**, **255**, **267**, **269**, **270** à **274**, **299**).

Des phénomènes semblables s'observent chez les scorpions. Les FIG. **305**, **306** et **307** représentent, chez le *Buthus occitanus*, trois stades du développement des métrocytes. La colonie à laquelle aboutit ce développement (FIG. **307**) est encore une colonie de métrocytes. Les cellules qui constituent cette colonie se divisent, comme partout, par segmentation binaire, et donnent naissance à de nouvelles métrocytes qui à leur tour deviennent multinucléées (FIG. **308**), puis engendrent par voie endogène des colonies de deuxième génération (FIG. **309**). Celles-ci sont envahies plus tard par la segmentation binaire, et les cellules qui s'y forment par ce mode de division, sont des cellules spermatiques : c'est-à-dire que la colonie elle-même est une colonie spermatique qui va se transformer en un faisceau de spermatozoïdes.

Tous ces phénomènes nous les avons observés chez les insectes. La première étape, chez les arachnides, ne compte donc aucun fait important qui lui imprime un caractère bien nettement distinct, semblable par exemple à celui que lui donne, chez les chilopodes, l'absence de la formation endogène. Le seul trait que l'on puisse regarder comme caractéristique de la première étape dans cette classe, est peut-être la fréquence des cellules spermatiques multipares, c'est-à-dire des cellules qui donnent naissance à plusieurs spermatozoïdes.

En effet chez plusieurs araignées, telles que l'*Agelena* et la *Tegenaria*, les cellules spermatiques de cette espèce sont au moins aussi nombreuses que celles qui ne forment qu'un spermatozoïde (FIG. **265** et **266**). En d'autres termes, il arrive très souvent dans ces espèces que la dernière division nu-

cléaire n'est pas suivie de la division protoplasmatique, et que par suite le spermatozoïde n'est pas le produit de la différentiation d'une cellule préalablement individualisée. Son individualisation n'est que la conséquence des différentiations nucléaires et protoplasmatiques qui lui donnent sa forme définitive. La première étape présente donc, dans ce cas, un phénomène de plasmodiérèse en moins que dans les cas ordinaires.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

C'est dans la *Tetragnatha extensa* que nous avons pu étudier ce phénomène de la manière la plus complète.

Les FIG. **249**, **250** et **251** représentent des stades assez avancés de l'étirement que subissent les cellules spermatiques semblables à celle qui est dessinée dans la FIG. **246**. Ces figures montrent que l'allongement est concomitant de l'extension d'un corps nucléinien, enroulé d'abord dans une cellule. Il se passe donc ici un phénomène analogue à celui qui a été décrit chez la *Libellula depressa*, seulement, au lieu d'être bipolaire, l'allongement ne se fait souvent que par un seul pôle (FIG. **249**).

On voit dans les FIG. **250** et **251** que, pendant que l'étirement se poursuit, la membrane cellulaire se rapproche du corps nucléinien et finit par s'y appliquer; aussi la cellule entière prend-elle bientôt la forme d'un cordon aminci (FIG. **252**).

Chez les autres aranéides nous n'avons pu suivre jusqu'au bout les transformations de la cellule spermatique; mais nous pensons qu'elles doivent être analogues à celles que nous venons de décrire. Nous avons en effet trouvé, chez une lycose, quelques spermatozoïdes dans l'état où nous les représentons dans les FIG. **286** et **287**. Ce sont des corps analogues aux spermatozoïdes des *Tetragnatha*; ils n'en diffèrent que par la brièveté de leur queue, caractère fort peu important. Aussi est-il évident pour nous que la cellule spermatique, qui leur a donné naissance, a présenté les mêmes phénomènes que dans la *Tetragnatha*, animal d'ailleurs très voisin : elle s'est étirée et s'est transformée ainsi en un corps filamenteux.

Il est probable qu'il en est de même chez les autres aranéides dont la spermatogénèse est semblable à celle des lycoses.

Dans leur état actuel, nos observations sur les scorpionides présentent un hiatus. En effet, nous n'avons point suivi la transformation de la cellule

spermatique en spermatozoïde chez ces animaux; il nous manque donc un stade intermédiaire à ceux des FIG. **309** et **310**. Toutefois l'analogie nous permet de penser que les spermatozoïdes des scorpions se forment de la même manière que ceux des insectes. En effet, tout ce que nous savons de l'évolution des éléments testiculaires est identique à ce que nous avons étudié chez les insectes; et les faisceaux de spermatozoïdes eux-mêmes, à part l'absence du noyau femelle, présentent la plus grande ressemblance avec ceux de certains coléoptères. Il est donc permis de croire que la cellule spermatique y subit aussi un allongement unipolaire.

II. Différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

La tête du spermatozoïde, nous l'avons dit, est toujours pour nous la partie de cet élément qui dérive du noyau et se colore par le vert de méthyle. Quelque faible et rudimentaire que soit l'autre portion du spermatozoïde, celle qui ne se colore pas, nous l'appellerons queue, et même, en cas d'observation négative, nous la regarderons toujours comme une production du cytoplasma : comme la formation de la tête par le noyau, l'élaboration de la queue par le cytoplasma est un fait que l'induction nous permet de traduire en loi générale.

Aussi, avant d'avoir fait aucune recherche personnelle, avions-nous l'opinion que cette loi s'applique aussi aux aranéides. Nos observations n'ont fait que confirmer cette opinion.

La tête dérive donc du noyau de la cellule spermatique chez les arachnides comme chez les autres animaux. Nous pouvons le démontrer. En effet cet élément subit des modifications semblables à celles que nous avons signalées précédemment chez les insectes.

Chez les *Tetragnatha* (FIG. **247**), ces modifications ressemblent à celles qui s'observent chez la *Libellula depressa* : on y voit en effet le boyau nucléinien de la cellule spermatique se dérouler, s'étendre et devenir la tête du spermatozoïde, sans qu'il se produise de fusion entre ses anses.

Dans la FIG. **246** on voit ce filament, encore contenu dans un noyau intact, s'épaissir un peu et former un peloton moins serré, comme s'il se raccourcissait en même temps.

Peu après une autre modification se manifeste dans les noyaux : la membrane disparaît. Ce phénomène est suivi immédiatement d'un

mouvement d'extension du filament nucléinien, qui semble se débander, et que l'on trouve bientôt plus démêlé encore et serpentant dans toute la masse de la cellule, ainsi qu'on peut le voir dans les FIG. 247 et 248. Plus tard, nous l'avons vu, la cellule spermatique s'allonge et sa membrane vient s'appliquer au filament devenu rectiligne, tandis que le protoplasme constitue, à l'une des extrémités de ce filament, un segment caudal qui reste incolore. Le spermatozoïde achevé présente donc une tête très longue formée par le filament nucléinien du noyau qui s'est déroulé. Telle est l'interprétation qu'il faut donner aux apparences que l'on a toujours sous les yeux, en grand nombre, dans les préparations des tétragnathes, et qui sont représentées dans les FIG. 246 à 255.

Mais on rencontre aussi d'autres images qui nous paraissent se rapporter à un mode un peu différent de la formation de la tête. Dans certaines cellules, que leurs faibles dimensions désignent comme étant des cellules spermatiques, on voit l'élément nucléinien se disposer, dans l'intérieur du noyau, en un anneau régulièrement circulaire (FIG. 257). Pour arriver à cette forme nouvelle, l'élément nucléinien a dû subir un phénomène que nous avons souvent signalé chez les insectes, la fusion de toutes ses anses en une seule masse compacte. Celle-ci, au lieu de former une sphérule, ainsi qu'il arrive le plus souvent chez les insectes et chez d'autres arachnides, s'est disposée en un anneau dont le centre est vide de nucléine.

Dans quelques cellules de la colonie dont nous parlons (FIG. 257), on peut remarquer que l'anneau nucléinien s'est brisé en un point, et que déjà les deux extrémités du cordon qu'il constitue chevauchent l'une sur l'autre. C'est le début de l'étirement de ce cordon qui se transforme peu-à-peu en filament grêle, pelotonné et semblable au boyau nucléinien que nous avons vu plus haut se dérouler sans avoir subi de fusion préalable. La membrane du noyau disparaît pendant la production de ces mouvements. Ce dernier mode de formation de la tête est moins fréquent que le premier.

Chez la plupart des autres aranéides, les phénomènes nucléaires présentent un caractère différent. Le noyau, dans lequel le vert de méthyle ne colorait précédemment que le boyau nucléinien, prend dans certaines cellules une coloration uniforme, puis son contenu se détache de sa membrane et se rétracte, laissant en dehors de lui un espace incolore. On aperçoit encore pendant un certain temps, dans cette masse colorée, des fragments du filament nucléinien, mais ces fragments finissent par disparaitre, et la sphérule prend un aspect homogène. Elle continue à se rétracter et, à mesure que son volume diminue, la coloration que lui donne le vert de méthyle devient de plus en plus intense.

De la forme sphérique la masse rétractée passe à une forme ovoïde (FIG. **265**, **270** et **271**), puis en continuant à s'allonger (FIG. **272**) elle constitue une petite tige cylindrique, effilée aux deux bouts et qui bientôt devient trop longue pour se loger dans le noyau en restant rectiligne; aussi s'incurve-t-elle par ses deux extrémités, prenant ainsi la disposition qu'on lui voit dans les FIG. **266**, **267**, **269**, **273**, **275**, **276**, **281**, **283** et **285**.

On remarquera, en comparant les FIG. **271** et **273**, que la vésicule qui contient la masse nucléinienne fusionnée, et qui n'est autre que la membrane du noyau, subit une déformation : en effet, après s'être étirée et avoir pris la forme de fer-à-cheval, la masse nucléinienne semble agir comme un ressort qui cherche à se détendre et à dilater la vésicule en modifiant sa forme. Dans la FIG. **285** en *d*, un noyau présente à la vue le côté convexe du fer-à-cheval nucléinien qu'il contient; on constate que ce noyau, dans le sens transversal, n'est pas plus épais que le fer-à-cheval lui-même, et que sa membrane est accolée de toute part à ce dernier.

L'effort que ce corps exerce sur la membrane du noyau finit par l'emporter : à un moment donné cette membrane se romp et le fer-à-cheval prend la forme d'un S. On le voit en cet état dans les FIG. **274** et **281** où des restes de la membrane nucléaire lui sont encore adhérents.

Tels sont les phénomènes principaux de la formation de la tête chez les aranéides. Nous les avons observés dans de nombreuses espèces, spécialement dans la *Tegenaria atrica*, l'*Agelena labyrinthica* et plusieurs espèces des genres *Clubiona*, *Lycosa* et *Epeira*.

Nous l'avons dit plus haut, bien que nos recherches sur les scorpions ne soient pas aussi complètes qu'on pourrait le désirer, nous pensons cependant qu'il s'y passe les mêmes phénomènes que chez les insectes. Que la tête du spermatozoïde dérive du noyau, c'est ce qui ne peut faire l'objet d'aucun doute : la portion antérieure du spermatozoïde, qui se colore intensément par le vert de méthyle, est certainement l'élément nucléinien de la cellule spermatique.

Rappelons ici que METSCHNIKOFF, parlant du noyau de la cellule spermatique chez les scorpions, dit qu'on y voit une partie centrale obscure et une partie périphérique claire; cette dernière disparait, tandis que la portion centrale devient la tête. Cette description du savant russe est peu explicite, et dénuée d'interprétation cytologique, du moins pour autant que le résumé de DE LA VALETTE nous permet d'en juger. Néanmoins il est évident qu'elle a rapport à des phénomènes semblables à ceux qui ont pour siège la cellule spermatique des insectes. La masse centrale obscure, dont METSCHNIKOFF

n'indique pas la nature, c'est l'élément nucléinien fusionné; ainsi que nous l'avons vu, elle s'allonge pour constituer la tête du spermatozoïde. Quant à la partie périphérique claire, elle correspond à la fois à la membrane du noyau et à l'espace vide qui existe sous elle. METSCHNIKOFF se contente de dire que cette partie périphérique disparaît. Ceci n'est pas tout-à-fait exact. L'espace vide seul disparaît, mais en général la membrane nucléaire ne se résorbe pas; elle se rapproche de la masse nucléinienne jusqu'à s'y appliquer, et c'est ainsi que l'espace vide se réduit progressivement, puis s'évanouit. Quoi qu'il en soit, nous trouvons dans l'exposé de ces faits un argument en faveur de l'opinion que l'induction nous permettait d'adopter d'avance au sujet des scorpions.

Chez les phalangides, nous avons observé dans la cellule spermatique des phénomènes fort simples.

L'élément nucléinien, qui existe dans les plus jeunes cellules spermatiques sous la forme filamenteuse (FIG. 296), subit des modifications semblables à celles que nous avons décrites dans certaines cellules spermatiques de l'*Aphrophora* (FIG. 218), et surtout de la *Tetragnatha extensa* (FIG. 246).

Toutes les circonvolutions qui constituent la pelote nucléinienne dans la FIG. 296 se fusionnent en une seule masse amorphe qui prend la forme d'un anneau (FIG. 298). Cet anneau se colore par le vert de méthyle, mais assez faiblement, et sa coloration ne tranche pas vivement sur celle de l'espace vide central. Les autres matières colorantes donnent de mauvais résultats : la safranine, par exemple, au lieu de colorer l'anneau seul, communique à l'espace vide une coloration plus intense. Il arrive que cet anneau se brise, et qu'alors une portion en soit refoulée dans l'intérieur de la cavité centrale (FIG. 300).

Tandis que cet anneau se forme dans le noyau, la cellule spermatique diminue de volume : son protoplasme se réduit bientôt à une bordure étroite entourant le noyau et, plus tard, cette bordure elle-même tend à disparaître (FIG. 301). Le spermatozoïde semble alors n'être formé que par le noyau tout seul. Cependant ce n'est pas un noyau; c'est le produit de la différentiation d'une cellule tout entière, dont le protoplasme a paru se détruire entièrement. Nous disons *a paru*, car il n'est pas évident que ce protoplasme soit entièrement résorbé; peut-être s'est-il seulement condensé, tout en se fusionnant avec le noyau. Cette hypothèse est assez plausible, car chez d'autres animaux on le voit, sinon disparaître complètement comme chez les phalangides, du moins se réduire à fort peu de chose, ainsi que nous l'avons dit en parlant de la *Libellula depressa*.

D'après le résumé que nous avons donné, dans la partie historique de ce travail, des observations de Blanc sur la formation de la cellule spermatique, le lecteur a pu remarquer que si l'accord existe entre les observations de ce naturaliste et les nôtres, pour une partie de la première étape, nous nous séparons de lui pour ce qui a trait à la formation de la cellule spermatique, et en ce qui regarde la seconde étape tout entière. En effet, il nous semble que Blanc, après avoir bien décrit et interprété le mécanisme de la formation endogène dans les métrocytes, n'est plus aussi exact en décrivant la seconde série de phénomènes dont nous venons de parler. Il décrit un mode tout particulier de division nucléaire dans les cellules qu'il appelle sphères spermatiques, et qui sont les dernières métrocytes, c'est-à-dire celles qui vont former les cellules spermatiques. D'après lui, le noyau de ces cellules, à un moment donné, renferme un corps en forme de fer-à-cheval, dérivant de la fusion de toutes les granulations nucléaires. Ce fer-à-cheval se divise en quatre, six et huit portions qui, après la disparition de la membrane du noyau, s'entourent de protoplasme et deviennent les noyaux d'autant de petites cellules, les *cellules spermatozoïdes*. Cet étrange mode de division nucléaire n'a jamais été observé dans d'autres animaux et, pour notre part, nous ne sommes pas parvenu à découvrir ce fer-à-cheval chez les phalangides; nous y avons vu au contraire la caryocinèse ordinaire se produire dans des cellules remarquablement petites, qui devaient certainement en se divisant donner naissance à des cellules spermatiques, c'est-à-dire à des spermatozoïdes. Il est certain pour nous que les cellules, nées par voie endogène dans une métrocyte de dernière génération et qui constituent les colonies spermatiques, sont le siège de la segmentation binaire normale, comme chez les insectes et chez les autres arachnides, et que c'est par ce mode que les cellules spermatozoïdes prennent naissance.

Les fig. **15**, **16** et **17** de Blanc, nous sommes obligés de le dire, nous ne saurions les rapporter au développement normal des spermatozoïdes des phalangides; elles représentent d'après nous des éléments altérés par un mode de préparation dans lequel la fixation n'a pas été suffisamment soignée. Et en effet Blanc se sert beaucoup de sérums et même de salive; il emploie l'alcool comme agent fixateur, et colore par le carmin alcoolique : méthode qui nous paraît peu recommandable pour l'étude du noyau, surtout si l'on conserve ensuite les préparations dans le baume de canada ou la résine de dammar.

Les corps qu'il représente accolés à la membrane dans les fig. **16** et **17** ne sont probablement que les coupes optiques des anses qui se dirigent

directement vers l'œil de l'observateur; et les prétendues cellules qui les contiennent ne sont autres que les volumineux noyaux des métrocytes. Quant au fer-à-cheval, c'est une apparence qui peut se présenter dans toute espèce de cellules, surtout quand on leur a fait subir l'action de l'eau, des serums ou des solutions basiques qui altèrent l'élément nucléinien, ainsi que nous nous en sommes assuré plus d'une fois.

C'est la seule explication que nous puissions donner des figures de Blanc.

B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme.

Nous n'avons pu suivre dans aucun aranéide la formation d'un filament axial. Chez les *Tetragnatha*, qui possèdent les plus longs spermatozoïdes parmi les aranéides, la queue n'est formée que par une accumulation de protoplasme se faisant, à la fin du développement, à l'une des extrémités du filament nucléinien. Celui-ci est long et grêle à ce moment, et souvent il présente à son extrémité postérieure une partie plus mince qui ne se colore pas. Cette portion ne représenterait-elle pas un rudiment de filament axial?... Chez les autres aranéides nous n'avons trouvé aucun vestige d'une formation semblable.

Il nous reste à dire un mot du sort des spermatozoïdes qui se forment dans les cellules spermatiques multipares.

De quels phénomènes le protoplasme d'une cellule renfermant deux ou quatre spermatozoïdes, deviendra-t-il le siège, avant la maturité de ces éléments?

Ce n'est pas chose facile que de trancher cette question.

Par l'examen de la fig. 275 on pourrait se figurer que, d'après notre opinion, les cellules semblables se divisent en deux, puis en quatre ou en huit, c'est-à-dire en autant de cellules qu'elles renferment de spermatozoïdes. En effet cette figure marque un stade de la division : outre l'étranglement extérieur qui divise déjà la cellule en deux parties, contenant chacune deux spermatozoïdes, on y voit une plaque cellulaire semblable à celle qui se forme ordinairement pendant la caryocinèse des éléments testiculaires.

Pourtant il n'en est rien. Cet élément représente, d'après nous, une cellule qui avait subi déjà les premières phases de la segmentation binaire, lorsque tout-à-coup ses deux noyaux sont entrés en division, et ont donné naissance à quatre noyaux qui ont subi ensuite les phénomènes de la formation de la tête. Le développement de cette cellule a donc été monstrueux; nous n'avons du reste rencontré qu'une seule fois des cellules spermatiques de cette sorte.

Nous sommes porté à admettre que les spermatozoïdes, contenus à plusieurs dans une même cellule spermatique, doivent tôt ou tard se partager la substance de cette cellule, comme nous l'avons signalé chez les insectes pour des cas analogues, mais nous n'avons pas vu ce partage s'effectuer.

Nous n'avons rencontré de noyau femelle chez aucun arachnide.

Troisième étape.

Dans les aranéides les spermatozoïdes ont, en général, une queue fort courte. C'est chez les *Tetragnatha* (FIG. 252) et les *Clubiona* que cette portion est le plus développée. Chez certaines lycoses elle est au contraire très rudimentaire (FIG. 286 et 287). Il est remarquable que dans un autre groupe d'arachnides, les scorpionides, la queue prenne un développement beaucoup plus considérable (FIG. 310).

Nous ne connaissons pas la constitution des spermatozoïdes adultes des phalangides. Nous avons vu, il est vrai, les petits corps arrondis que BLANC considère comme des spermatozoïdes mûrs; mais il ne nous paraît pas certain que ces corps n'ont plus à subir de modification. Il est en général plus difficile chez les aranéides et les phalangides que chez les autres arthropodes de se procurer des spermatozoïdes dans leur état parfait. Peut-être ces éléments ne s'achèvent-ils que dans la femelle, du moins chez certaines espèces. Ainsi nous avons trouvé une fois dans le contenu du canal vaginal de la *Tegenaria atrica* des spermatozoïdes encore inachevés, et dont nous avons dessiné un exemple dans la FIG. 276. La tigelle nucléinienne y était encore renfermée dans la membrane du noyau entouré lui-même d'une mince enveloppe de protoplasme ordinaire.

Chez les scorpionides (*Buthus*), les spermatozoïdes sont toujours réunis en faisceaux serrés et bien ordonnés (FIG. 310). On trouve ces faisceaux dans les vésicules séminales du mâle. Nous les avons aussi rencontrés dans les organes femelles. En effet, ces faisceaux demeurent toujours contenus dans la membrane de la colonie spermatique qui leur a donné naissance; loin de se résorber, cette membrane s'épaissit pendant que les spermatozoïdes s'élaborent. On pourrait donc, à la rigueur, leur donner le nom de spermatophores, puisque leur membrane subit une modification qui la rend propre à retenir les spermatozoïdes pendant l'accouplement. Il faudrait alors les rapprocher des spermatophores en bouquet de certains coléoptères et de certains hyménoptères. Ces derniers ne sont après tout,

comme ceux des scorpions, que des colonies spermatiques consolidées par une formation particulière qui apparait après l'achèvement des spermatozoïdes.

Le dernier terme de la différentiation des cellules spermatiques, que nous avons observé en quantité chez le mâle de ces animaux, est constitué par de petits corps lenticulaires dont nous représentons un exemple dans la FIG. 301. Ces corps ont 3μ de diamètre. Ce sont donc bien ceux que BLANC appelle spermatozoïdes, et qu'il figure dans les organes d'accouplement du mâle. Aussi ne sommes-nous point d'accord avec lui sur la structure de ces éléments. En effet dans les FIG. 19 et 23 il attribue à ces petites cellules un noyau lenticulaire formé d'une substance homogène, et dérivant de la segmentation du fer-à-cheval nucléinien de la cellule-mère. Le noyau est aplati, il vrai, mais il contient à la périphérie un corps annulaire et présente, au centre, non une lentille solide et homogène, mais un espace vide. C'est probablement cet espace vacuoleux du noyau qu'il regarde à tort comme le noyau tout entier du spermatozoïde.

Le vert de méthyle, qui est le seul réactif dans lequel on puisse avoir confiance pour l'étude du noyau, montre qu'il y a là une confusion, et l'étude que nous avons faite plus haut de la genèse de ces corps ne nous laisse point de doute à cet égard, du moins pour ce qui regarde le phalangide que nous avons axaminé, et que nous pensons être le *Phalangium longipes*.

Mais il ne nous est pas prouvé que ce soit là l'état parfait des spermatozoïdes des phalangides. Il n'est pas impossible que ces corps subissent encore des modifications dans les organes femelles, et voici sur quoi nous nous basons pour émettre cette hypothèse. Nous avons rencontré souvent de très petites cellules, semblables aux cellules spermatozoïdes qui contenaient, au lieu d'un noyau lenticulaire et d'un corps nucléinien en forme d'anneau, une tigelle semblable à celles que nous représentons dans la FIG. 206 chez la *Libellula depressa*, et qui paraît n'être autre chose que l'anneau nucléinien brisé (FIG. 300) et détendu (FIG. 302 et 303). Peut-être ces éléments ne sont-ils point normaux; en effet un choc un peu rude du scalpel pourrait produire la rupture du noyau et la détente de l'anneau nucléinien. Mais on peut admettre aussi que les spermatozoïdes des phalangides subissent dans la femelle cette modification, et y prennent une forme filamenteuse rappelant celle du spermatozoïde de la *Libellula depressa*. Le stade que nous representons dans la FIG. 303 est en effet très analogue à celui des FIG. 205 et 206 appartenant à cet insecte. Ce point demande donc de nouvelles recherches, et c'est chez la femelle qu'il faudrait les faire.

IV.

Crustacés.

A. Crustacés édriophthalmes,

Il n'est point de groupe où l'étude de la spermatogénèse présente autant d'intérêt, et en même temps autant de difficulté, que chez les crustacés édriophthalmes. Le processus général de la spermatogénèse s'y trouve en effet déguisé sous des modes inusités, et si irréguliers qu'il est parfois difficile de l'y reconnaître.

Ce n'est pas chose aisée que d'analyser les images étranges qui en représentent les phases, et de les rattacher toutes à un mode déterminé de l'évolution spermatogénétique.

La chose est d'autant plus malaisée que des obstacles matériels rendent la préparation des éléments spermatiques très délicate, et que les premiers stades de leur évolution, ceux-la même qui seraient les plus utiles à l'intelligence des autres, s'obtiennent difficilement même par les procédés les plus parfaits.

Ce fait, qui tient peut-être à la fragilité des éléments, contribue beaucoup à augmenter les labeurs de cette étude. Aussi n'avons-nous point la prétention d'avoir élucidé entièrement la spermatogénèse des édriophthalmes.

Dans ce chapitre, comme dans tous les précédents, nous présenterons au lecteur des figures montrant ce que nous avons observé, nous décrirons ces figures et nous nous bornerons ensuite à dire comment il convient, d'après nous, de les interpréter. Nous espérons que notre travail sera utile à ceux qui reprendront cette étude : quelques jalons plantés dans cette lande leur permettront peut-être de s'y orienter plus rapidement. Tel est le but que nous nous proposons en publiant les résultats de nos recherches dans leur état actuel.

Nous exposerons seulement ici les observations que nous avons faites parmi les isopodes sur diverses espèces d'*Oniscus*, surtout sur l'*Oniscus asellus* et sur l'*Asellus aquaticus*, et parmi les amphipodes, sur le *Gammarus pulex*.

Ce n'est qu'à certaines époques de l'année que l'on peut étudier la spermatogénèse avec fruit chez ces animaux. Chez l'*Oniscus asellus*, par exemple, c'est de juillet à novembre que l'on trouve le plus facilement des séries de stades se rapportant à la première étape; chez l'*Asellus aquaticus* et le *Gammarus pulex*, c'est plutôt un peu plus tard, vers le mois de février.

Comme on le sait, l'appareil mâle de ces animaux est bilatéral; il présente ordinairement de chaque côté trois cœcums qui débouchent dans un canal commun et renflé. C'est dans les cœcums que s'effectuent les principaux phénomènes de la spermatogénèse. Le réservoir commun ne renferme que des spermatozoïdes achevés ou du moins très avancés dans leur développement.

Ces cœcums sont étroits et formés d'une membrane cuticulaire très solide; ils renferment les éléments spermatiques en formation, jetés pêle-mêle et entassés de manière à former une masse compacte. Aussi n'obtient-on pas de bons résultats en dissociant les cœcums eux-mêmes; il faut les vider, puis dissocier leur contenu. Du reste, voici comment nous opérons généralement. L'animal vivant est placé sur un porte-objets, au milieu d'une grosse goutte d'un liquide qui n'altère pas les cellules : le vert de méthyle, la solution de RIPART et PETIT modifiée, ou l'acétate d'urane en solution saturée et additionnée de vert de méthyle (1). Il est maintenu d'un côté par une pince qui le saisit à la partie antérieure du thorax, et de l'autre par un scalpel dont on appuie la lame sur le dernier segment thoracique. Ce segment est celui qui porte les orifices génitaux mâles. Si l'on écarte alors les deux instruments, on produit la rupture de la membrane qui unit le septième anneau au sixième, et le corps est divisé en deux tronçons; le tronçon postérieur entraîne à la fois le tube digestif tout entier et les deux appareils mâles que l'on trouve accolés à ce tube.

Nous sectionnons alors les cæcums à leur base et nous les plaçons au centre du porte objets, nous enlevons tous les débris de l'animal, ainsi que la plus grande partie du liquide dont nous ne laissons que la quantité suffisante pour humecter le verre autour des cœcums. C'est dans ces conditions que nous vidons ces derniers. A cet effet nous fixons chacun d'eux au porte-objets, en appuyant une aiguille à dissection sur son extrémité effilée; puis nous passons légèrement deux ou trois fois le dos d'un fin scalpel sur toute leur longueur, de manière à en faire sortir le contenu. Celui-ci s'étale alors sur le verre et l'on peut le dissocier suffissament sans lui faire subir de manipulation trop violente. Si l'on pratiquait cette opération dans un liquide, la masse qui sort du tube ne s'étalerait pas, elle se coagulerait en une masse plus solide et difficile à dissocier.

---

(1) L'acétate d'uranium, proposé récemment par SCHENK, nous a donné de bons résultats Il a l'avantage sur bien d'autres agents fixateurs, de ne pas précipiter le vert de méthyle, et de fixer les cellules modérément, sans les contracter. Il a aussi la propriété, signalée par SCHENK, de diffuser assez facilement à travers les cuticules Toutefois il est des enveloppes qui lui résistent aussi bien qu'aux autres réactifs; telle est, par exemple, la cuticule des rotateurs, ceux-ci peuvent en effet y vivre assez longtemps. Néanmoins ce réactif nous paraît destiné à rendre des services surtout dans l'étude des tissus des arthropodes.

Le vert de méthyle et parfois la safranine en solution dans l'eau faiblement alcoolisée nous ont donnés les meilleurs résultats comme réactifs colorants. Les carmins ne peuvent être appliqués avantageusement à cet objet.

Dans certains cas nous avons employé la méthode des coupes microtomiques, mais ce procédé nous a été de peu d'utilité. De même, nous avons retiré peu d'avantage de l'emploi des divers agents dissociateurs.

1° ISOPODES.

Première étape.

Les petites cellules qui sont représentées dans la FIG. **311** sont les éléments qui remplissent toujours la portion supérieure et amincie des cæcums testiculaires de l'*Oniscus asellus*. On peut sans peine les observer en place à travers la paroi des cæcums maintenus dans leur intégrité. Elles semblent constituer une masse de réserve, destinée à remplacer, par sa prolifération, les éléments qui s'organisent dans la partie inférieure du tube pour être ensuite évacués. Toutefois il n'est pas absolument évident que telle soit la formation de ces cellules. En effet nous en avons rarement constaté la division, et nous ignorons les rapports qu'elles affectent avec les éléments situés plus bas. C'est là du reste une question très difficile à résoudre, étant donné la composition du contenu testiculaire, situé un peu au dessous de la région de ces petites cellules. En effet ce contenu, traité comme nous l'avons dit, montre toujours, à côté d'éléments cellulaires dont nous n'avons pas à parler maintenant, une masse considérable de protoplasme, munie d'un grand nombre de noyaux. Ces noyaux sont ordinairement de forme allongée (FIG. **315**); ils renferment un filament nucléinien très distinct et très gros (FIG. **315**), qui est parfois brisé en fragments (FIG. **313**). Leur membrane porte un reticulum que le nitrate d'argent rend nettement visible sous la forme d'un pointillé tapissant sa surface (1) (FIG. **315**). On en voit souvent qui sont en division : la FIG. **313** en montre un exemple. Cette division se fait par simple étranglement. Dans toutes les préparations on rencontre de ces noyaux qui sont sortis de la masse de protoplasme, et qui tantôt sont complètement nus, tantôt sont encore entourés de quelques débris de protoplasme.

Il n'est pas possible de distinguer dans la masse protoplasmatique qui contient tous ces noyaux la moindre trace de délimitation cellulaire. Mais,

(1) Voir J. B. CARNOY. *Biologie cellulaire*, p. 255.

étant donné le mode de préparation que nous avons indiqué plus haut, on pourrait se demander si les limites des cellules n'ont pas été détruites par la pression que le scalpel a fait subir à ces éléments en les exprimant du cæcum. Pour qu'une telle altération ait pu se produire, il faudrait que la couche périphérique de ces cellules fût d'une délicatesse extraordinaire; néanmoins nous avons voulu contrôler la chose en employant un autre mode de préparation : nous avons pratiqué des coupes longitudinales des cœcums. Ces coupes nous ont montré les noyaux en question accumulés surtout à la périphérie du tube, dans sa portion moyenne, et logés dans une masse protoplasmatique indivise. L'axe du tube contenait des faisceaux de spermatozoïdes, auxquels étaient encore entremêlés des noyaux et du protoplasme. Ainsi, il y aurait dans les cæcums testiculaires des *Oniscus* une sorte de plasmodium contenant un grand nombre de noyaux, et entourant une masse centrale formée d'éléments spermatiques en formation. Ce fait est si étrange qu'on n'ose à peine l'accepter. Certains auteurs ont, il est vrai, signalé l'existence d'un plasmodium dans les ovaires des insectes et dans la glande génitale embryonnaire de certains animaux, mais leurs assertions ont été controuvées dans plusieurs cas, et aucune d'elles ne nous parait bien authentique. Aussi, malgré les faits que nous avons sous les yeux dans l'*Oniscus asellus*, nous ne pouvons nous empêcher d'exprimer le désir que de nouvelles recherches viennent décider si cette constitution du contenu testiculaire est normale, ou si elle est due à une altération provenant des procédés opératoires. Il serait bon de choisir comme objets d'étude de jeunes individus, fraîchement éclos, et d'y suivre les modifications que subissent les cellules testiculaires pendant le développement de l'animal.

Outre les petites cellules de l'extrémité supérieure des cæcums, outre le plasmodium qui en remplit la partie moyenne, on trouve encore dans le testicule des oniscides d'autres éléments cellulaires très intéressants : ce sont d'énormes cellules, de configuration extérieure assez variée, et possédant un noyau très volumineux. Ces cellules constituent un des meilleurs objets que nous connaissions pour l'étude du protoplasme et du noyau : on y reconnait sans peine le reticulum et l'enchylème granuleux du cytoplasme, et l'élément nucléinien du noyau y revêt une forme filamenteuse évidente (1). Ce dernier détail est surtout apparent sur les noyaux qui ont subi le contact de l'aiguille; il arrive souvent alors que la pelotte nucléinienne s'étire en un écheveau dont le fil est facile à suivre.

---

(1) Voir J. B. Carnoy, *Biologie cellulaire*, p. 196.

On trouve de temps en temps dans ces cellules des noyaux en division et, ici encore, c'est la division directe qui est mise en jeu. Ce mode paraît être général dans les noyaux les plus volumineux de tous les édriophthalmes; quant aux noyaux plus petits, ils se divisent souvent par caryocinèse dans beaucoup d'espèces. Mais chez les *Oniscus* nous n'avons rencontré qu'une seule fois ce mode dans une des petites cellules de la partie supérieure des cœcums (1).

Nous avons vu aussi de temps en temps le protoplasme des grandes cellules se diviser par étranglement.

Ces dernières n'existent que dans la portion commune du testicule où débouchent les trois cœcums; elles y sont disposées en épithélium contre la paroi du tube.

A la base des cœcums elles sont ordinairement moins grandes et passent insensiblement à d'autres éléments plus petits qui tapissent leur partie inférieure.

Ainsi que le montre la FIG. **312**, on trouve souvent interposées des cellules plus petites, fusiformes ou arrondies, qui semblent en être nées par segmentation. Le fait de leur multiplication n'est du reste pas douteux; mais cette multiplication est peu active, et il est possible qu'elle soit seulement en rapport avec l'accroissement du tube testiculaire. Car ces volumineux élements n'ont à notre avis aucun rapport avec les éléments spermatiques. En effet, ils n'existent qu'à un niveau de l'appareil testiculaire, où l'on ne trouve en toute saison que des faisceaux de spermatozoïdes très avancés; ceux-ci s'organisent plus haut dans les cœcums, au niveau du plasmodium, c'est-à-dire à un endroit où ces grandes cellules n'existent pas.

On ne peut donc, à l'exemple de HERMANN, considérer ces cellules comme les homologues des cellules ovulaires, ni par conséquent leur donner le nom d'ovules mâles; c'est plus haut, dans les cœcums, qu'il faut rechercher les cellules-mères des éléments spermatiques. Les grandes cellules dont nous parlons ont plutôt pour fonction de secréter le plasma qui baigne les spermatozoïdes. Leur prolifération peu active et leur ressemblance avec les cellules de l'épithélium nous permettent de leur attribuer le rôle de cellules secrétantes.

Notons encore, comme se rapportant à la première étape chez l'*Oniscus*, des cellules multinucléées que l'on rencontre de temps en temps dans la partie moyenne des cæcums, et dont nous figurons deux exemples dans les FIG. **316** et **317**. Nous y reviendrons en étudiant la deuxième étape.

(1) Voir plus loin le mémoire de J. B. CARNOY.

Chez l'*Asellus aquaticus* on trouve souvent les cœcums remplis par des cellules de dimensions très diverses, et se multipliant activement par caryocinèse. On n'y voit pas de noyaux libres ni de plasmodium.

Telles sont les données que nous possédons en ce moment sur la pre-première étape. Pour ce qui regarde les oniscides nous nous contenterons du simple exposé de ces faits; ils sont trop incomplets pour que nous puissions nous livrer à aucune considération sur le mode de multiplication et de fonctionnement des métrocytes. Nous aimons mieux attendre de nouvelles observations positives que de nous livrer à des hypothèses basées sur des données insuffisantes.

Mais il est un fait qui se dégage d'une manière positive de nos observations : c'est que la formation endogène ne s'observe pas chez les édriophthalmes. Ce mode de multiplication, si normal chez les insectes et les arachnides, ne s'observe pas plus chez les édriophthalmes que chez les lithobies, et c'est là, à notre avis, ce qui caractérise la première étape chez ces animaux.

Deuxième étape.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

Les FIG. 318 et 319 représentent des éléments que l'on rencontre fréquement dans les préparations du contenu testiculaire de l'*Oniscus asellus*. Ces figures demandent quelques mots d'explication. On remarque dans chacune d'elles une tige centrale supportant à son extrémité supérieure six masses piriformes. La tige centrale est formée de protoplasme très granuleux, et d'aspect analogue à celui qui contient les noyaux multiples dans les cæcums. On n'y remarque pas d'enclaves; une membrane très mince l'entoure. Les six masses que supporte cette tige fragile sont formées d'un protoplasme présentant les mêmes caractères. Elles sont suspendues par un pédicule qui est assez épais dans la FIG. 318, et plus mince dans la FIG. 319. En outre, chacune d'elles contient un noyau vivement coloré par le vert de méthyle.

Ces noyaux, dans la FIG. 318, sont un peu allongés, mais ils possèdent encore la structure normale : ils ont une membrane bien nette et contiennent un filament nucléinien distinct, et dont les anses sont dirigées pour la plupart dans le sens de la longueur du noyau. Cette disposition donne au contenu de ces noyaux l'aspect d'un écheveau de fil.

Dans la FIG. 319 les noyaux ont subi quelques modifications : leur

allongement est plus marqué, du moins à leur extrémité supérieure qui se termine maintenant par un très mince filament, et le boyau nucléinien n'existe plus. Il s'est en effet passé dans ces noyaux un phénomène semblable à celui qui a été décrit précédemment chez divers arthropodes et, entre autres, chez les coléoptères. La pelotte de nucléine s'est dissoute dans le plasma nucléaire et le contenu du noyau ne constitue plus maintenant qu'une masse homogène, visqueuse, absorbant le vert de méthyle d'une manière uniforme, mais et avec moins d'intensité que les bâtonnets nucléiniens.

Les deux éléments que nous venons de décrire brièvement représentent une étape moyenne de la formation des spermatozoïdes; aussi l'étude de la deuxième étape chez les *Oniscus* se confond-elle avec l'histoire de ces éléments. Celle-ci peut se résumer dans les trois questions suivantes :

Quelle est l'origine de ces éléments et comment s'organisent-ils?

Quelle est leur signification morphologique?

De quels phénomènes ultérieurs deviennent-ils le siège?

La première étape nous étant peu connue chez les *Oniscus*, ainsi que nous l'avons dit, le lecteur ne trouvera pas étonnant que nous éprouvions de la difficulté à résoudre la première de ces questions. Pour comprendre les rapports des éléments dont nous parlons avec ceux qui remplissent la partie supérieure des cœcums, c'est-à-dire, soit avec les petites cellules de la FIG. 311, soit avec les noyaux et le protoplasme qui existent un peu plus bas, il serait nécessaire de posséder quelques notions sur le developpement de ces cellules, ou sur l'évolution du plasmodium problématique et de ses noyaux. Or, en fait de stades intermédiaires entre les éléments de la partie supérieure et moyenne des cœcums et les grappes dont nous avons fait la description, nous n'en possédons qu'un seul : les cellules multinucléées. La FIG. 316 montre une cellule dont le noyau se divise par étranglement; ce stade précède évidemment celui de la FIG. 317 qui représente une grande cellule renfermant six noyaux. Ces éléments se rencontrent, nous devons le dire, assez rarement. Bien que leur origine ne nous soit pas parfaitement connue, nous pensons cependant qu'elle doit être rapportée aux petites cellules qui remplissent le sommet des cœcums. Leurs noyaux présentent en effet un facies analogue à celui qu'affectent ceux de ces petites métrocytes, tandis que les noyaux libres ont un aspect tout différent (FIG. 311 et 313).

La rareté relative de ces cellules multinucléées dans les préparations du testicule est un fait assez étrange, étant donnée l'abondance des éléments en grappe que nous considérons comme une phase subséquente de leur

développement. Cette rareté tient sans doute à la grande délicatesse de ces cellules. Mais elle pourrait bien être due aussi à certaines particularités de la division cellulaire. On rencontre souvent, en effet, des agglomérations de 3 à 6 noyaux réunis par des traces de protoplasme, mais ne constituant pas cependant des cellules multinucléées aussi nettement délimitées que celle qui est figurée. Ces noyaux groupés peuvent se rencontrer dans toute la partie moyenne et inférieure des cœcums, c'est-à-dire au niveau du plasmodium et des noyaux libres, mais ils ont un facies qui les distingue de ces derniers et qui leur imprime un cachet de ressemblance avec ceux des cellules multinucléées. Aussi peut-on croire que ces noyaux dérivent de la division d'un seul noyau primitif, et que ces amas sont les homologues des cellules multinucléées. Ce qui les distingue de ces dernières, c'est la faible quantité de protoplasme qui les contient, et l'absence d'une membrane cellulaire qui les entourne.

Mais ces particularités peuvent s'expliquer. En effet qu'une cellule, semblable à celles auxquelles nous rapportons l'origine de ces amas et des cellules multinucléées, devienne le siège d'une prolifération nucléaire sans que la masse de son protoplasme subisse une augmentation proportionnelle, il est clair que, dans cette hypothèse, la faible quantité de protoplasme de la cellule-mère pourra peut-être maintenir ces noyaux unis, mais ne pourra suffire à les enfermer complètement. Nous avons d'ailleurs observé un fait analogue chez divers insectes, et en particulier chez les orthoptères, où l'on rencontre des amas de noyaux semblables à ceux dont nous parlons. On ne peut expliquer autrement la formation de ces amas auxquels il ne manque qu'un peu de protoplasme et une membrane pour constituer des cellules individualisées. Nous considérons donc les cellules multinucléées et les amas de noyaux, qui sont leurs homologues, comme dérivant des petites cellules contenues dans la partie supérieure des cæcums et, de plus, nous voyons dans ces productions l'origine des éléments en grappe qui sont représentés dans les FIG. **318** et **319**.

Ce dernier point nous ne pouvons le démontrer par des faits positifs, puisque les stades intermédiaires entre les deux espèces d'éléments nous font défaut. Néanmoins des motifs que nous croyons suffisants nous font adopter l'opinion que nous venons d'émettre, car, outre l'impossibilité dans laquelle nous nous trouvons d'assigner aux éléments en grappe une autre origine, nous pensons que l'induction et l'analogie rendent légitime cette manière de voir.

N'est-il pas vraisemblable d'admettre que les masses piriformes ren-

fermant chacune un noyau, et que l'on voit dans la FIG. 318 suspendues à une tige de protoplasme, ne sont que des protubérances qui sont nées sur une cellule multinucléée? Ne sont-elles pas analogues aux protubérances que portent les spermatoblastes des annélides, des gastéropodes, des trématodes surtout et de bien d'autres animaux? Comme ces dernières elles renferment un noyau, et, nous le verrons bientôt, elles doivent dans la suite subir des phénomènes comparables à ceux dont ces protubérances deviennent le siège. Nous pouvons donc admettre que les masses piriformes sont sorties du corps d'une cellule multinucléée comme les protubérances des spermatoblastes du type à culs-de-sac; à l'instar de ces dernières, chacune d'elles loge un noyau destiné à devenir la tête d'un spermatozoïde.

Il n'est pas douteux que les amas de noyaux dont nous avons parlé puissent présenter ces phénomènes aussi bien que les autres cellules multinucléées dont ils diffèrent si peu. La faible quantité de protoplasme qu'ils renferment devra donc s'accroître beaucoup, pour constituer à la fois les protubérances piriformes qui logent les noyaux et la tige centrale, ou le corps de la cellule. Une semblable augmentation n'a rien d'étonnant; elle se produit en effet très souvent pendant le développement des éléments spermatiques de beaucoup d'animaux. Nos figures en représentent plusieurs cas, entre autres chez les myriapodes.

Si cette manière de voir est juste, les éléments en grappe ont donc la valeur d'une cellule, ce sont des métrocytes ou, si l'on veut, des spermatoblastes comparables à ceux des lombrics. Chacune des masses piriformes est donc l'homologue des protubérances spermatiques de ces spermatoblastes; nous verrons cependant qu'elles en diffèrent par quelques détails.

Telles sont, d'après nous, l'origine et la signification des éléments en grappe.

Pour résoudre la dernière des trois questions que nous nous sommes posées précédemment, celle de l'histoire ultérieure de ces éléments, nous disposons d'un certain nombre de faits que nous mettons sous les yeux du lecteur dans les FIG. 320 à 324 de notre PL. VIII. Nous parlerons d'abord du phénomène extérieur, du changement de forme de la cellule spermatique : question qui fait l'objet formel de ce paragraphe, mais que nous ne pouvions entamer qu'après avoir discuté l'origine et la signification des éléments en grappe.

Spécifions d'abord ce que nous considérons ici comme la cellule spermatique.

Nous l'avons dit au début de ce travail, les protubérances des sperma-

toblastes à formation exogène, tels que ceux des lombrics, sont les homologues des cellules spermatiques des insectes et des arachnides. Or, nous venons de rapprocher les protubérances en forme de massue, qui forment les grappes de l'*Oniscus*, de ces mêmes cellules spermatiques exogènes. C'est donc les changements de forme que présentent ces masses que nous devrions étudier sous cette rubrique. Mais nous avons dit que ces masses diffèrent de leurs homologues par certains détails. La principale différence est la suivante. Tandis que dans la métrocyte à formation exogène proprement dite les spermatozoïdes se forment presque tout entiers aux dépens des protubérances seules, et que le corps de la cellule ne prend qu'une faible part à leur organisation, chez l'*Oniscus* au contraire la tige centrale des éléments en grappe, c'est-à-dire le corps de la métrocyte, prend une part considérable à leur formation. Elle doit se diviser en autant de portions qu'il y a de protubérances, c'est-à-dire en six; car tel est leur nombre ordinaire et il est rare que la tige centrale en porte sept ou huit. Chacune des six parties du corps de la métrocyte devient une portion importante du spermatozoïde, et correspond à la queue des spermatozoïdes ordinaires. Cette partie du spermatozoïde se découpe dans le protoplasme par un phénomène de différentiation interne; sa formation ne doit par conséquent pas être étudiée dans ce paragraphe. La portion saillante qui loge le noyau doit seule être envisagée au point de vue du changement de forme de la cellule spermatique.

Or, on le voit dans la FIG. **320**, le changement que cette portion subit dans sa forme se réduit à un étirement. De la forme d'une massue qu'elle affecte dans la FIG. **319**, elle a passé à celle d'un cordon à contours irrégulièrement ondulés. Ce changement est connexe de modifications qui surviennent dans le noyau et que nous examinerons plus loin. On observe dans la FIG. **327** que cet étirement s'est accentué au point de transformer les massues en véritables flagellums. Ainsi que le montre la FIG. **321**, l'extrémité libre des portions étirées demeure parfois pendant longtemps renflée et formée d'une masse de protoplasme vacuoleux. Plus tard cette portion s'amincit, puis elle se résorbe complètement.

Les FIG. **323** à **326** se rapportent à un mode légèrement différent de l'évolution des protubérances. On y observe que, à mesure qu'elles se transforment en un mince cordon, ces portions des spermatozoïdes se rapprochent du corps de la cellule et y rentrent tout-à-fait. Les masses terminales renflées se voient encore appliquées sur le corps de la métrocyte et, dans la FIG. **324**, elles commencent elles-mêmes à s'atrophier. Dans la FIG. **326**, qui représente un stade plus avancé, il n'en reste plus de trace.

Cette rentrée des flagellums dans l'intérieur de la cellule se produit dans tous les cas, mais très souvent elle n'a lieu que beaucoup plus tard, au moment où la différentiation du corps de la cellule est déjà poussée fort loin. Ce phénomène se produira dans les éléments qui sont représentés dans les FIG. **329** et **330**.

On observe chez l'*Asellus aquaticus* des phénomènes semblables à ceux que nous venons de décrire. Les FIG. **331** à **334** représentent des grappes analogues à celles de l'*Oniscus asellus*. On y voit, comme dans cette espèce, une tige centrale supportant des sphérules de protoplasme qui contiennent chacune un noyau. Le lecteur remarquera que ces éléments en grappe diffèrent de ceux des *Oniscus* par certains détails. En effet les protubérances qu'ils portent sont bien plus nombreuses, et moins détachées du corps de la cellule; en outre ce dernier contient un énorme noyau qui est évidemment un noyau femelle.

Nous n'avons pu jusqu'à ce jour déterminer l'origine des noyaux spermatiques, ni celle du noyau femelle. Mais il nous parait évident qu'ils ont une origine commune; en effet ces colonies dérivent certainement des cellules qui remplissent la partie supérieure des cæcums.

Celles-ci se comportent sans doute comme les jeunes spermatoblastes des annélides : elles deviennent multinucléées et leurs noyaux se logent dans des protubérances plus ou moins marquées. Là, ces noyaux se multiplient encore, car nous les avons vus subir la caryocinèse dans des colonies semblables à celle de la FIG. **331**. Les protubérances se comportent comme chez les *Oniscus*. Dans les FIG. **331**, **332** et **333** les noyaux sont encore appliqués sur le corps de la cellule; dans la FIG. **331** ils sont même contenus dans une masse de protoplasme encore indivise. On les voit déjà plus détachés dans la FIG. **333**, où les protubérances avec leurs noyaux commencent à s'étirer. La FIG. **334** représente un stade plus avancé de ce phénomène qui, on le remarquera, se produit d'après un mode que nous avons signalé chez l'*Oniscus*, et dont les FIG. **323** et **324** représentent diverses phases. Le cordon résultant de l'étirement du noyau et du protoplasme des protubérances rentre immédiatement dans le corps de la métrocyte.

Toutefois les flagellums de l'*Asellus* ne rentrent pas complètement dans le corps de la colonie comme ceux de l'*Oniscus*. Il reste en effet, à leur extrémité libre, une masse formée par le protoplasme de la protubérance et par les débris du noyau. Tandis que chez l'*Oniscus* ce protoplasme et ces restes s'atrophient et disparaissent complètement, chez l'*Asellus* ils persistent et se développent même, il s'y fait un dépôt d'une substance albuminoïde très

réfringente. Cette portion terminale devient ordinairement piriforme (FIG. 336, puis fusiforme (FIG. 335). On la retrouve sous cette dernière configuration dans la portion inférieure des canaux déférents, c'est-à-dire en un point où les spermatozoïdes peuvent être considérés comme achevés.

II. Différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

En décrivant les FIG. 318 et 319 qui appartiennent à l'*Oniscus asellus*, nous avons vu que le noyau des protubérances spermatiques s'allonge et que, dans certains cas dont l'un est représenté dans la FIG. 319, il subit de bonne heure une modification interne qui consiste dans la dissolution de l'élément nucléinien. D'autres fois cette modification ne se produit que plus tard. C'est ainsi que, dans la FIG. 320, ces mêmes noyaux sont beaucoup plus allongés et possèdent encore néanmoins un faisceau de filaments nucléiniens. Mais tôt ou tard ces filaments cessent d'être visibles, et l'élément nucléinien finit toujours par constituer un simple cordon homogène. C'est dans cet état qu'il est représenté dans la FIG. 327 en *n*. Les filaments que l'on voit dans cette figure, suspendus comme des fouets au corps de la colonie dont nous verrons bientôt la constitution, ne présentent en effet aucune structure interne apparente. Chacun d'eux est le produit de la transformation d'une des masses piriformes que nous avons décrites. Cependant, au stade de cette figure, les fouets se colorent uniformément sous l'action des réactifs de la nucléine, comme s'ils n'étaient que des boyaux nucléiniens ordinaires et semblables à celui qui est pelotonné dans le noyau des cellules du canal déférent. On n'y remarque plus aucune portion qui demeure incolore, et qui représenterait un reste du protoplasme des protubérances spermatiques. Ce protoplasme s'est-il donc résorbé entièrement? C'est bien là ce qui ressort des apparences; mais il se peut cependant que, sans se résorber, il ait cessé d'être distinct du filament nucléinien parce que, tout en subissant une condensation considérable, il s'est fusionné intimement avec ce dernier et est entré dans sa constitution. En effet les flagellums, à ce stade, possèdent un calibre un peu plus fort que celui du filament étiré que l'on voit encore distinctement dans la FIG. 321. Il semble d'après cette remarque que la substance protoplasmatique qui, dans cette figure constitue une gaine incolore au filament, s'ajoute plus tard à ce filament ou du moins s'y applique assez intimement pour qu'un effet de réfraction lui communique la même coloration.

Cette hypothèse est basée sur les résultats que l'on obtient en traitant ces flagellums par les dissolvants de la nucléine. Soumis à l'action du carbonate de potassium en solution concentrée ou de l'acide chlorhydrique fort, pendant quelques jours, ces filaments deviennent scalariformes; la dissolution de la nucléine permet d'y distinguer un squelette formé de petites loges qui communiquent entre elles, et qui précédemment étaient remplies par cette substance. Si l'on prolonge l'action du réactif, les filaments deviennent moniliformes : ce qui résulte d'une retrait ou d'une contraction du squelette plastinien entre les logettes. Cet étui paraît être trop épais pour résulter de la différentiation du caryoplasma tout seul; c'est pourquoi nous pensons que le cytoplasma des masses piriformes n'est pas entièrement résorbé, mais qu'il entre dans la constitution des flagellums.

La FIG. 322 montre que l'allongement du noyau n'est pas toujours exactement concomitant de l'étirement des protubérances spermatiques, mais qu'il peut le précéder. En effet les protubérances peu développées de cette colonie contiennent déjà un filament semblable aux flagellums de la FIG. 327. On se demande à la vue de cette figure si ce filament est autre chose que le boyau nucléinien des noyaux, qui se serait seulement déroulé sans subir de fusion ni de dissolution. Cette hypothèse n'a rien d'invraisemblable, mais aucun stade antérieur de ce déroulement ne s'est présenté à nos regards. Nous ne pouvons donc affirmer que ce mode de formation du flagellum se produise réellement. Notons du reste que les éléments nucléiniens de cette figure sont notablement plus gros que le filament contenu dans les noyaux des corps en grappe (FIG. 318). Si ces éléments représentent le filament nucléinien du noyau, il faut qu'il se soit épaissi et raccourci notablement en se déroulant. Un semblable changement dans les dimensions du boyau nucléinien s'observe communément dans toutes sortes de cellules. Mais, nous le répétons, aucun fait démonstratif ne prouve que le filament colorable de la FIG. 322 n'est pas le produit de la métamorphose d'un noyau tout entier et qui, pour s'être produite avant que l'étirement des masses piriformes soit bien accentué, n'en serait pas moins identique à celle qui se manifeste dans les cas ordinaires (FIG. 318).

Chez l'*Asellus aquaticus* les phénomènes de différentiation nucléaire, bien qu'étant essentiellement les mêmes que chez les *Oniscus*, revêtent pourtant un facies tout différent. On peut s'en convaincre en examinant les FIG. 331, 332, 333 et 334.

La première de ces figures montre des noyaux encore intacts, et ren-

fermant un filament nucléinien assez lâchement pelotonné. Rien n'y indique leur prochaine métamorphose. Dans la FIG. 332 une modification apparaît dans leur structure interne : le filament nucléinien y est blotti contre la membrane et parait lui être intimement accolé. Il semble même s'écraser et s'aplatir contre la membrane. Un objectif à immersion homogène est nécessaire pour en déceler l'existence, car avec des instruments moins parfaits on dirait que ces noyaux ne contiennent plus de nucléine, qu'ils possèdent seulement une membrane épaisse et se colorant un peu par le vert de méthyle. Ce fil nucléinien si mince, et affectant des rapports si intimes avec la membrane, est très difficile à voir de face, ce n'est que sur la coupe optique des noyaux qu'on peut le saisir.

Ajoutons cependant qu'on voit de temps en temps quelque bâtonnet ou quelque granule nucléinien gisant dans l'espace central.

La structure interne des noyaux est la même dans la FIG. 333, mais quelques-uns d'entre eux présentent déjà les premières phases de la formation des flagellums; ils sont devenus piriformes, et, de leur extrémité amincie, sort un filament coloré par le vert de méthyle. Il n'est pas facile de découvrir les rapports de ce filament avec le boyau nucléinien qui est accolé à la face interne de la membrane nucléaire. Il sort du noyau comme les fils de soie sortent des acini des glandes filières chez les araignées, avec cette différence toutefois que ces acini sont pleins de soie, tandis que nos noyaux présentent un espace central vide.

Peut-être ce cordon qui sort du noyau n'est-il que le filament nucléinien qui se déroule à mesure qu'il est étiré vers l'extérieur. Notons cependant que ce filament est plus gros que celui qui est accolé à la membrane; ce fait indique ou bien que ce dernier s'épaissit en se dégageant, ou bien que le filament qui sort du noyau est formé de la fusion de plusieurs portions du boyau nucléinien, hypothèses que nous avons déjà émises à propos des *Oniscus*.

Quoi qu'il en soit, un fait nous paraît certain, c'est que seul le contenu du noyau concourt à former le flagellum colorable, la membrane nucléaire n'y prend point part. Dans la FIG. 321 on voit les flagellums déjà bien formés sur une grande longueur. Leur extrémité inférieure flotte dans un espace vide, qui correspond à la cavité nucléaire mal délimitée par les débris de la membrane du noyau en voie de résorption.

Ainsi que nous l'avons vu, les restes déchiquetés du noyau et du protoplasme des protubérances, au lieu de s'atrophier, subissent chez l'*Asellus* un

travail de rénovation; ils forment la masse terminale des flagellums qui passe peu à peu de la forme d'une massue à celle d'un fuseau (FIG. 335 et 336). Cette portion constituée par des lambeaux de protoplasme renfermant une ou plusieurs vacuoles se consolide, prend des contours nets, et se charge d'une substance albuminoïde brillante qui possède des caractères microchimiques particuliers : elle absorbe avec intensité la safranine, elle reste au contraire incolore dans le vert de méthyle; l'acide osmique lui communique rapidement une coloration brune.

Les flagellums des *Oniscus* s'accroissent beaucoup après avoir revêtu leur forme définitive; c'est ce dont on peut s'assurer en comparant les FIG. 329 et 330. Après leur rentrée dans l'intérieur du faisceau, ils peuvent devenir encore deux fois aussi longs qu'ils le sont dans la FIG. 330. Le même fait se constate, mais à un degré moindre, chez l'*Asellus*.

Toutes ces modifications morphologiques du noyau sont d'une observation délicate et difficile, car des apparences contradictoires se présentent successivement aux regards de celui qui cherche à en élucider les détails, et à en comprendre les processus. Aussi est-il de toute nécessité, dans leur étude, de faire usage des meilleurs objectifs à immersion homogène, et de n'user que de matériaux bien fixés et bien colorés.

Outre les différentiations morphologiques que nous venons d'étudier, le noyau des protubérances ou — ce qui revient au même — des cellules spermatiques subit encore des différentiations dans sa constitution chimique. Ces modifications nous sont révélées par l'action de la safranine. Tandis que les noyaux de toutes les cellules non différentiées prennent, sous l'influence de ce corps dissous dans l'eau additionné d'un peu d'alcool, une coloration d'un rouge vif, les flagellums prennent au contraire une coloration cuivrée toute différente. Certains noyaux acquièrent déjà cette teinte particulière alors qu'ils ont encore la forme d'une massue (FIG. 318); mais tel n'est pas le cas de tous les éléments de cet âge, la différence de coloration ne se produisant en général que vers le stade de la FIG. 320. A quoi faut-il attribuer cette différence d'action de la safranine? Nous croyons qu'elle est due à l'augmentation progressive de la plastine dans la paroi du flagellum. Nous avons dit plus haut, en effet, que le protoplasme des protubérances semblait se porter sur l'étui primitif, pour l'épaissir en se transformant lui-même en plastine. Or, la safranine imprime à cette substance une nuance particulière, différente de celle qu'elle communique à la nucléine; de là le changement que l'on observe dans la coloration du flagellum lorsque la plastine prédomine. Le vert de méthyle donne indifféremment la même coloration à tous

les éléments nucléinien. La raison en est que ce réactif ne colore pas la plastine, la nucléine y conserve donc toujours la même teinte.

B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme.

Le protoplasme du spermatoblaste, c'est-à-dire de la métrocyte qui engendre les cellules spermatozoïdes, ne présente, dans les premiers stades que nous avons décrits et qui sont représentés dans les FIG. **318**, **319**, **321** et **322**, aucune différentiation interne; la tige médiane est formée d'une masse réticulée et granuleuse ne contenant ni enclaves ni aucune production figurée. C'est dans cette masse que se perdent les extrémités effilées des noyaux qui commencent à s'étirer pour former le flagellum.

Mais un peu plus tard cette masse plasmatique subit un travail de différentiation interne, semblable à celui que nous avons étudié précédemment dans la formation du filament axial des spermatozoïdes chez les myriapodes et les insectes. On y voit se développer des filaments parallèles en nombre égal à celui des noyaux. Ces filaments sont d'abord minces, et se détachent assez faiblement de la masse de protoplasme dans laquelle ils se découpent. Mais bientôt ils se consolident en s'épaississant et l'on voit, à mesure qu'ils s'achèvent, le protoplasme non différentié disparaître comme s'il était utilisé presque tout entier dans leur formation. On aperçoit ces queues à l'intérieur du protoplasme dans les FIG. **320**, **323**, **325** et **326**. Dans les FIG. **325** et **326** qui représentent des colonies brisées, on en voit les extrémités sortir du corps de la cellule. Les filaments prennent de bonne heure de la rigidité et deviennent cassants. On peut s'assurer cependant qu'ils possèdent, surtout lorsqu'ils sont un peu plus développés, une élasticité très grande.

Tandis que ces filaments élastiques s'achèvent, l'extrémité interne du flagellum entre en rapport avec eux. Elle s'y fixe vers le haut, de sorte que le spermatozoïde achevé a la forme d'un fouet dont le filament élastique représente le manche, tandis que le flagellum nucléinien en constitue le fouet proprement dit.

Nous n'avons pu décider si l'insertion du flagellum se fait à l'extrémité même du manche incolore, ou si elle se fait un peu plus bas. Certains faisceaux, tels que celui de la FIG. **326**, montrent que les hampes dépassent d'une certaine longueur l'extrémité supérieure des flagellums; de plus toute la partie du faisceau qui est située au-dessus de l'extrémité des flagellums colorés est un peu amincie. N'est-ce pas cette portion qui va devenir en s'atrophiant le filet terminal du faisceau que l'on voit dans les FIG. **327** à **330** ? Certains de ces filets présentent en effet à leur base des stries

parallèles et minces qui pourraient bien être les portions inférieures des hampes; s'il en était ainsi les flagellums s'inséreraient assez loin de l'extrémité. Mais, par suite de l'atrophie de la portion supérieure, leur insertion pourrait bien se trouver ramenée à l'extrémité de la hampe, et c'est ce que semblent indiquer les boucles que l'on remarque très souvent dans la portion un peu renflée des faisceaux achevés (FIG. 328), sans qu'il soit possible de distinguer nettement leur disposition.

Outre la formation des hampes, ou queues des spermatozoïdes, il se passe encore dans le protoplasme de la colonie d'autres phénomènes de différentiation interne.

Nous avons dit que ce protoplasme s'évanouit à mesure que les hampes s'achèvent; cependant il n'est pas entièrement absorbé par elles. Une partie sert à former une membrane résistante qui enserre les spermatozoïdes comme dans une gaîne. Cette membrane, sur les faisceaux achevés, n'est guère distincte qu'à la partie supérieure, au niveau des boucles (FIG. 328, *m*). Plus bas, on ne l'aperçoit plus; les hampes y paraissent incluses dans une substance solide et homogène.

Des différentiations analogues se passent dans le protoplasme des colonies de l'*Asellus aquaticus*, seulement les hampes y sont plus nombreuses et plus minces (FIG. 335). De plus, elles ne sont pas reliées aussi solidement entre elles; on en voit très souvent qui s'écartent du faisceau. Enfin chez l'*Asellus* la masse considérable de protoplasme qui contient le noyau femelle n'est pas utilisée tout entière pour la formation des hampes; cette masse, qui depuis le debut des différentiations que nous avons étudiées n'avait fait que s'accroitre, organise bien les hampes comme chez l'*Oniscus*, mais elle paraît avoir encore un autre rôle à jouer, car elle se détache presque tout entière du faisceau après l'achèvement de ces productions.

Noyau femelle.

Chez l'*Oniscus asellus* les éléments en grappe, ou colonies spermatiques, (FIG. 318 et 319), ne contiennent pas de noyau que l'on puisse considérer comme un noyau femelle. Les noyaux qui sont logés dans les protubérances se transforment tous en flagellums, aucun d'eux n'est le noyau femelle. Si l'évolution des éléments spermatiques chez cet animal comprend la formation d'un noyau femelle, il faut que celui-ci se sépare des colonies avant le stade des FIG. 318, 319, et même avant celui de la FIG. 317.

Ne connaissant pas bien cette première période de l'histoire des colonies spermatiques, nous ne pouvons rien dire de positif à ce sujet. Nous nous demandons seulement, et cela à titre d'hypothèse, si les noyaux que nous avons

toujours vus dans la partie moyenne des cæcums, plongés dans une masse de protoplasme, ne constituent pas l'élément femelle de ces colonies? L'*Asellus aquaticus* au contraire présente un volumineux noyau femelle, ainsi qu'on le voit dans les FIG. 331 à 334. Ce noyau est pauvre en nucléine dans certains colonies, mais dans les colonies les plus avancées on le trouve parfois mieux fourni de cet élément. C'est ainsi que celle qui est représentée dans la FIG. 334 renfermait un noyau femelle presque rempli par un filament grêle et assez lâchement pelotonné.

L'existence de ce noyau femelle chez l'*Asellus aquaticus* est un fait très intéressant, parceque c'est le premier exemple d'un noyau femelle que nous rencontrons chez les arthropodes en dehors des insectes. Ni les myriapodes, ni les arachnides n'en possèdent, et le scorpion lui-même, dont le faisceau spermatique ressemble tant à celui des insectes, n'en présente pas davantage.

Troisième étape.

Constitution du spermatozoïde adulte.

Pas plus chez l'*Oniscus asellus* que chez l'*Asellus aquaticus*, nous n'avons pu obtenir des spermatozoïdes adultes isolés; toutefois, l'étude que nous avons faite de la formation de ces éléments, ainsi que l'observation directe des faisceaux nous permettent de nous faire une idée assez complète de leur constitution.

Les spermatozoïdes de ces deux isopodes ont la forme d'un fouet.

La hampe de ce fouet, qui dérive d'une différentiation du protoplasme, correspond à la queue des spermatozoïdes filamenteux ordinaires : le vert de méthyle ne la colore pas.

Le flagellum, qui provient de l'étirement des protubérances contenant un noyau, correspond à la tête des spermatozoïdes normaux : il se colore intensément dans le vert de méthyle et la safranine.

Chez l'*Oniscus asellus*, aucune portion du spermatozoïde ne correspond au segment procéphalique. En effet l'extrémité libre du flagellum, examinée à un stade assez avancé (FIG. 327), ne porte pas d'appendice qui demeure incolore, et qui soit un reste du protoplasme de la protubérance spermatique.

Chez l'*Asellus aquaticus*, on peut considérer comme l'équivalent d'un segment procéphalique la portion terminale fusiforme de ces flagellums, portion qui est le siège du dépôt d'une substance albuminoïde possédant

des caractères particuliers, et qui dérive à la fois, on se le rappelle, des restes du caryoplasma, de la membrane du noyau vidé et du cytoplasma des protubérances spermatiques.

Ainsi que le montre la FIG. 320, les spermatozoïdes de l'*Oniscus asellus* sont très longs; leurs faisceaux mesurent de 0,15 mm. à 0,20 mm. Ils sont moins longs chez l'*Asellus aquaticus* et l'*Armadillo asellus*.

État des spermatozoïdes adultes.

Nous avons vu que la rentrée des flagellums dans le corps du faisceau se fait plus ou moins tôt. Dans certains cas elle se fait à mesure que le noyau s'étire, tandis que d'autres fois les flagellums déjà très amincis et très longs pendent encore au dehors (FIG. 329 et 330). Cette rentrée des flagellums était achevée dans le faisceau qui est dessiné dans la FIG. 328 ; mais les chocs que ce faisceau a subis pendant la préparation en ont fait ressortir en partie les six flagellums, et les ont disposés comme des cordes d'arcs sous-tendant le faisceau incurvé. Cette disposition accidentelle montre que la membrane du faisceau à ce stade n'est pas encore très ferme, puisqu'elle est facilement déchirée par les flagellums. Mais plus tard elle devient beaucoup plus solide et empêche ces filaments de sortir du faisceau. Les cellules spermatozoïdes sont donc contenues dans un étui résistant, dérivant de la différentiation du protoplasme, c'est-à-dire dans une production particulière; on pourrait donc appliquer aux faisceaux la dénomination de spermatophores, en donnant à ce mot le sens que nous avons défini précédemment.

Le lecteur aura remarqué sans doute que notre description de la spermatogénèse chez l'*Asellus aquaticus* est entièrement différente de celle que ZENKER (1) en a donnée. Il a pu voir aussi que nous attribuons aux spermatozoïdes de cet isopode une constitution qu'il n'est pas possible de concilier avec celle que ce même auteur leur attribue.

ZENKER rapporte l'origine des spermatozoïdes aux petites cellules qui remplissent la partie inférieure des cœcums testiculaires; sous ce rapport nous sommes d'accord avec lui, nous regrettons seulement que l'exposé de ses observations soit si écourté. Mais, au sujet de la formation des spermatozoïdes, l'accord n'est plus possible entre nos conclusions et les siennes. Pour ZENKER, le noyau de la cellule-mère disparaît sans prendre aucune part à la formation des spermatozoïdes. Or, nous avons montré que chacun des flagellums, portion céphalique des spermatozoïdes de l'*Asellus*,

(1) ZENKER. Loc. cit.

dérive au contraire d'un noyau; c'est là un fait dont il n'est pas possible de douter en faisant usage du vert de méthyle comme réactif colorant.

Ensuite ce savant distingue dans chaque cellule-mère deux espèces de spermatozoïdes : des spermatozoïdes filamenteux et des spermatozoïdes en forme de massue. Quant aux premiers, il se borne à dire qu'ils apparaissent dans la cellule-mère; en effet ces filaments ne sont autres que les queues des vrais spermatozoïdes qui se découpent dans le protoplasme de la colonie, la FIG. 5 de ZENKER ne laisse d'ailleurs pas de doute à cet égard.

La seconde forme de spermatozoïdes représente les flagellums avec leur article terminal. Nous avons vu que les restes du noyau et du protoplasme de la protubérance spermatique, après s'être chargés d'une matière albuminoïde, prennent la forme d'une massue pour passer ensuite à celle d'un fuseau. Cette massue et ce flagellum, ZENKER les a pris pour des stades jeunes de la formation des spermatozoïdes de la deuxième forme, tandis qu'ils représentent les dernières phases de l'achèvement des vrais spermatozoïdes. De plus il affirme que les spermatozoïdes de cette seconde sorte sont attachés à la membrane de la cellule-mère, tandis qu'ils se fixent au contraire aux hampes qu'il regarde à tort comme des productions indépendantes des premières. Enfin la masse qui, dans la figure de ZENKER, représente le protoplasme de la cellule-mère ayant organisé tout le faisceau, est loin d'avoir cette signification. Nos FIG. 331 à 334 démontrent en effet que les métrocytes qui organisent les spermatozoïdes ne sont nullement semblables à l'objet qui est représenté dans cette figure.

Cet objet est un faisceau presque achevé, un peu moins avancé cependant que celui que nous représentons dans la FIG. 335. On remarque dans notre figure que la portion supérieure du faisceau de hampes est engluée dans une masse ayant grossièrement l'aspect d'un protoplasme vacuoleux. Or cette matière n'est pas un reste du protoplasme de la métrocyte, c'est un plasma chargé de substances albuminoïdes en solution ou en suspension, qui remplit la partie inférieure du canal déférent, et qui se fixe toujours aux faisceaux qui y sont plongés. Le faisceau que nous avons dessiné est le moins chargé de cette substance que nous ayons rencontré dans ce canal. Très souvent les flagellums y sont enrobés tout entiers et, dans ce cas, les faisceaux ressemblent fort à celui que ZENKER reproduit, mais cette masse albumineuse n'est point la métrocyte qui a donné naissance aux spermatozoïdes, ainsi que le pense cet observateur.

Nous sommes convaincu que ZENKER n'a point vu les vraies colonies spermatiques; ce qui nous confirme dans cette opinion c'est qu'il ne parle pas de l'énorme noyau femelle que toutes les colonies possèdent.

Il résulte de nos observations que les deux formes de spermatozoïdes signalées chez l'*Asellus aquaticus* ne sont que les deux parties des vrais spermatozoïdes, à savoir : les hampes et les flagellums, c'est-à-dire les queues et les têtes. Il est donc inexact de ranger cet isopode parmi les animaux qui possèdent deux sortes de spermatozoïdes; à notre connaissance la *Paludina vivipara* est le seul animal dont le sperme présente cette particularité (1).

Nous avons dit précédemment qu'il est difficile de comprendre la note publiée par Hermann sur la spermatogénèse des édriophthalmes, cet auteur appliquant les mêmes notions à des isopodes et à des amphipodes. Ainsi que le feront voir les pages qui suivent, la spermatogénèse des amphipodes est si différente de celle des isopodes qu'il n'est pas possible de les confondre dans une seule description. En outre, pour ce qui regarde les isopodes, la description de Hermann, nous le répétons, est demeurée une énigme pour nous.

AUTRES ISOPODES.

Plusieurs autres isopodes présentent *aux trois étapes de leur spermatogénèse des phénomènes tout à fait analogues à ceux dont nous avons fait la description chez l'Oniscus asellus et chez l'Asellus aquaticus;* citons entre autres l'*Oniscus granulatus*, le *Porcellio pictus*, deux espèces d'*Armadillo*, les *Sphœroma serratum et fossarum*, les *Idotea hectica* et *tricuspidata*, l'*Anilocra mediterranea*, etc.

Les *Idotea* et les *Sphœroma* nous ont permis d'élucider deux détails importants dont l'observation est très difficile chex l'*Oniscus asellus* : 1° La multiplication des noyaux dans les métrocytes destinées à donner naissance aux faisceaux et, 2° le mode d'attache des flagellums à la hampe des spermatozoïdes.

1° On trouve en effet chez les *Idotea* un grand nombre de cellules multinucléées à tous les stades de la multiplication des noyaux depuis la cellule uninucléée jusqu'à celle qui renferme vingt ou trente noyaux et où va débuter la formation des protubérances spermatiques.

2° Le faisceau spermatique du *sphœroma serratum* est de tous les objets que nous ayons examinés celui qui permet le mieux de reconnaître le mode d'union de la tête avec la queue du spermatozoïde. Il n'est pas difficile en effet de voir les flagellums se continuer avec l'extrémité supérieure

(1) Du reste il n'est pas prouvé que les deux sortes de filaments spermatiques de la paludine aient toutes deux la valeur de spermatozoïdes.

des hampes, en formant une boucle très ouverte et remarquable par sa régularité. Cette observation permet de conclure par analogie que tels sont aussi les rapports des hampes et des flagellums chez l'*Oniscus asellus* (FIG. 327 à 330).

Ajoutons en terminant que nous avons trouvé chez l'*Anilocra mediterranea* un volumineux noyau femelle dans tous les faisceaux de spermatozoïdes en voie de formation. Ce noyau ressemble à celui de l'*Asellus*, mais il s'en distingue toutefois par l'épaisseur et la régularité du boyau nucléinien et par sa richesse en nucléine.

2° AMPHIPODES.

Les FIG. 337 à 356 de notre PL. VIII ont rapport à la spermatogénèse du *Gammarus pulex*. Ces figures revêtent un facies tout différent de celles qui concernent les isopodes. Cette différence résulte avant tout de ce fait que, chez cet amphipode, les cellules spermatiques demeurent toujours isolées et ne constituent ni colonies ni faisceaux.

Première étape.

Nous avons pu suivre dans le *Gammarus pulex* l'évolution des métrocytes d'une manière plus complète que dans les isopodes. Cette évolution ne comprend que des phénomènes fort simples.

Les métrocytes volumineuses, dont nous représentons deux exemples dans les FIG. 337 et 338, remplissent la partie supérieure du testicule, au début de l'entrée en activité de cet organe. Un peu plus tard, on voit un certain nombre d'entre elles se diviser et donner naissance à des cellules qui demeurent plus petites. C'est le phénoméne initial d'un travail de prolifération active qui se manifeste bientôt dans le testicule et qui, en se continuant plus ou moins longtemps, engendre les cellules spermatiques (FIG. 340). On n'observe jamais de cellules multinucléées dans le testicule du *Gammarus*, la formation endogène ne s'y opère donc point. La segmentation binaire est le seul mode qui préside à la multiplication des métrocytes chez cet amphipode comme chez les isopodes.

Conformément à la règle générale, les cellules issues de la segmentation sont toujours d'autant moins volumineuses que leur naissance a été précédée d'un nombre plus grand de générations cellulaires. Les dernières formées, qui sont les cellules spermatiques, sont donc les plus petites cellules que contienne le testicule. On observe pendant la multiplication des métrocytes

que les plus volumineuses subissent la division directe, leur noyau s'étrangle; tandis que celles qui possèdent des dimensions plus faibles se divisent par caryocinèse

Au sujet de la structure du noyau on peut faire aussi une remarque. Les noyaux les plus volumineux sont ordinairement assez pauvres en nucléine, eu égard à leur dimension; les plus petits s'en montrent généralement plus fournis (FIG. 339).

Deuxième étape.

Les phénomènes de la formation du spermatozoïde chez le *Gammarus pulex* sont peu différents de ceux que nous avons décrits chez les insectes; aussi nous bornerons-nous à en faire une courte description.

I. Changement de forme de la cellule spermatique.

La cellule spermatique, pour revêtir la forme filamenteuse qu'affecte le spermatozoïde, subit un étirement unipolaire comme chez les insectes. Un coup-d'œil jeté sur les FIG. **345** à **350** permettra au lecteur de s'assurer de ce fait. Cet étirement est à son début dans la FIG. **345**; il est plus avancé dans les FIG. **346** et **350**, où l'on constate que ce changement de forme se réduit à la formation d'un prolongement qui s'allonge en absorbant toute la substance de la cellule. On voit dans la FIG. **348**, que le cytoplasme presque tout entier a passé dans le prolongement; il n'en reste qu'une petite zone, en forme de croissant, au-devant du noyau. Dans la FIG. **349** il a complètement disparu, de sorte que la vésicule qui contient la nucléine fusionnée est formée à la fois par la membrane du noyau et par la membrane cellulaire qui s'est fusionnée avec elle. Notons en outre que la cellule en voie d'étirement présente souvent un ou plusieurs renflements creusés d'un espace vacuolaire, détails que nous avons déjà signalés chez d'autres animaux (FIG. **347** et **348**).

Remarquons enfin que, pendant la production de ces phénomènes, le protoplasme diminue; la cellule spermatique des *Gammarus* en se transformant en spermatozoïde devient donc moins volumineuse.

II. Différentiations internes.

A. Phénomènes qui ont pour siège le noyau.

Ces phénomènes sont identiques à ceux qui se passent chez les insectes. On voit en effet le filament nucléinien disparaître, et tout le contenu du

noyau se transformer en une masse sans structure. Tantôt ce phénomène est dû à une fusion des anses du filament nucléinien et, dans ce cas, la masse qui en résulte n'occupe pas toute la cavité nucléaire, elle se rétracte au contraire à l'intérieur de cette cavité, laissant entre elle et la membrane du noyau un espace vide (FIG. 345 à 349). Tantôt la rétraction se fait de manière à produire non pas un espace entourant régulièrement toute la masse nucléinienne, comme c'est le cas dans les FIG. 345 à 349, mais une vacuole occupant seulement l'extrémité du noyau (FIG. 352 et 353). Parfois aussi cette vacuole occupe le milieu de la masse nucléinienne qui est alors scindée en deux portions (FIG. 354).

D'autres fois la nucléine semble plutôt se dissoudre dans le plasma nucléaire. Le noyau tout entier est alors rempli d'une substance homogène qui se colore moins vivement que l'élément nucléinien intact; ce cas est représenté dans la FIG. 344.

Le contenu amorphe du noyau, qu'il résulte de la fusion ou de la dissolution de la nucléine, commence bientôt à s'allonger; on peut suivre dans les FIG. 345 à 351 divers stades de ce processus.

Dans la série des FIG. 345 à 349 la masse résultant de la fusion du boyau nucléinien passe de la forme globuleuse à une forme conoïde; elle se continue ensuite avec la portion étirée de la cellule qui a déjà pris la minceur d'un fil (FIG. 346).

La membrane du noyau dans toutes ces figures est encore séparée de la nucléine par un espace vide, mais cet espace finit par disparaître complètement, grâce à l'application de la membrane sur la masse nucléinienne. Celle-ci prend en même temps la forme d'un fuseau, forme qu'on retrouve dans le spermatozoïde achevé (FIG. 356).

La série des FIG. 344, 350, 351 et 355 montre des phases de la formation de la tête aux dépens d'un noyau dont la nucléine s'est dissoute dans le plasma nucléaire. Dans ce mode particulier, les phénomènes ne diffèrent de ceux que nous venons de décrire qu'en ce que l'élément nucléinien ne se rétracte pas avant de s'étirer en fuseau; c'est le noyau tout entier qui devient fusiforme, comme on le constate dans les FIG. 350, 351 et 355. Mais, tôt ou tard, il faut que le noyau subisse une diminution de volume correspondant à celle qu'il subit dans les cas où la masse nucléinienne s'est préalablement rétractée, diminution qui se constate dans les FIG. 345, 348 et 349.

La FIG. 350 représente un spermatozoïde dont la tête dérive d'un noyau où la nucléine, au lieu de se fusionner et de se rétracter, s'était simplement dissoute dans le plasma; cette tête devra se rétrécir notablement pour pren-

dre la grandeur et la forme qu'elle possède dans le spermatozoïde achevé qui est dessiné dans la FIG. 356.

BÜTSCHLI est, pensons-nous, le seul auteur qui ait donné une description accompagnée de dessins de la spermatogénèse chez un amphipode, le *Gammarus pulex*. Ses figures ne représentent, il est vrai, que quelques stades de la différentiation de la cellule spermatique, et sa description est sommaire aussi : il n'explique pas en détail l'origine et la signification des différentes parties du spermatozoïde. Mais il est probable qu'il conserve au sujet du *Gammarus* la manière de voir qu'il exprime dans le même travail au sujet des insectes. Cependant ni ses figures ni sa description ne nous indiquent l'origine et la destination du corps obscur qu'il dessine dans sa FIG. VII, 2. Ce corps vient-il du noyau? Dans ce cas il devrait, d'après les idées de BÜTSCHLI, former le *Mittelstuck*, tandis que la tête, que l'auteur appelle portion antérieure, dériverait du protoplasme. Mais BÜTSCHLI ne se pose pas cette question.

La description succinte donnée par HERMANN (1) de la spermatogénèse des crustacés édriophthalmes en général, est plus facile à comprendre si on l'applique au *Gammarus* seulement; toutefois elle donne lieu encore de regretter que cet auteur n'ait pas publié des figures capables de nous faire saisir plus clairement sa pensée.

HERMANN distingue dans le spermatoblaste, c'est-à-dire dans la cellule spermatique des édriophthalmes, trois parties constitutives : un noyau, un nodule céphalique et un corps cellulaire.

Le noyau existe : toute cellule en effet possède un noyau; le terme corps cellulaire désigne évidemment le protoplasme de la cellule, mais quant au nodule céphalique il n'existe pas comme tel.

Sans doute on trouve dans la cellule spermatique du *Gammarus* des corps de nature diverse qui dérivent évidemment du protoplasme : une petite vacuole (FIG. 346, *v*), une ou plusieurs enclaves albuminoïdes, etc. C'est probablement à l'une de ces dernières que HERMANN applique le terme de nodule céphalique.

Mais ni la vacuole ni les enclaves ne jouent un rôle dans la formation du spermatozoïde, comme on a pu le voir par notre description. En outre nos figures montrent que leur présence est loin d'être constante dans la cellule spermatique : ici il y a une enclave et une vacuole, là ni l'une ni l'autre n'existe (FIG. 347 et 350), ailleurs il y a une ou plusieurs enclaves et pas de vacuole (FIG. 345). Du reste HERMANN ne soutient nullement que le nodule céphalique prenne part à la formation du spermatozoïde; il se borne à dire que le corps disparait et qu'il n'a pu en suivre

(1) HERMANN. Loc. cit.

complètement la destinée. Mais alors pourquoi lui donner le nom de nodule céphalique, ce nom impliquant une participation à la formation de la tête? Pour nous ces nodules, aussi bien que le Nebenkern et le Nebenkörper de Bütschli et de de la Valette, ne sont que des enclaves albuminoïdes, peut-être dans certains cas des vacuoles : productions qui peuvent exister accidentellement ou habituellement dans toute espèce de cellules, et qui ne méritent pas une dénomination particulière dans la cellule spermatique, puisqu'elles n'y jouent aucun rôle essentiel.

B. Phénomènes qui ont pour siège le protoplasme.

Nous n'avons pu découvrir chez le *Gammarus* la moindre trace du fil élastique qui constitue le premier rudiment, le squelette pour ainsi dire de la queue du spermatozoïde, et que nous avons appelé *filament axial.*

Comme nos figures le montrent, la masse piriforme qui constitue la tête du spermatozoïde en formation dirige son extrémité amincie vers le prolongement caudal de la cellule. Celui-ci est si mince qu'il n'est pas possible de distinguer si la tête s'y continue, comme chez beaucoup d'autres animaux, avec un filament axial. Mais dans les renflements, dont nous avons signalé la présence assez fréquente sur ce prolongement, on devrait apercevoir le filament axial s'il existait; c'est en effet dans des renflements semblables qu'on voit le mieux ce détail interne chez les *Lithobius* et les insectes. Or on n'en voit pas plus de traces en ces endroits que dans le corps de la cellule et du prolongement caudal.

Noyau femelle.

Les cellules spermatiques du *Gammarus,* on se le rappelle, naissent par segmentation binaire ordinaire; il en résulte qu'elles ne sont jamais réunies en colonies et que les spermatozoïdes ne forment pas de faisceaux. Aussi l'élément femelle, s'il est éliminé chez le *Gammarus*, doit-il être représenté par le noyau d'une cellule née par voie de segmentation. Peut-être certaines petites cellules que l'on trouve entremêlées aux spermatozoïdes ont-elles cette signification. Nous devons dire cependant que les cellules dont nous voulons parler ne possèdent pas des caractères bien différents de ceux des métrocytes de moyenne grandeur. C'est donc une simple hypothèse que nous émettons à leur sujet.

Troisième étape.

Constitution des spermatozoïdes.

Les spermatozoïdes du *Gammarus pulex* sont des filaments assez longs, légèrement aplatis et portant à l'une de leurs extrémités une tête fusiforme qui se colore encore, quoique faiblement, par le vert de méthyle (FIG. 356).

Les figures que BÜTSCHLI en donne marquent dans l'axe du filament une nervure médiane (*Mittelrippe*) que nous avions pensé d'abord devoir rapporter à un filament axial, mais ce détail n'existe pas chez le *Gammarus*. La ligne sombre que l'on voit apparaître dans l'axe de la queue, surtout quant on fait usage d'un objectif à sec, est due à un effet de réfraction ; on s'en assure en faisant usage de l'objectif 1/12 de ZEISS qui permet de constater que cette ligne ne se dessine que lorsque la mise au point est imparfaite.

État des spermatozoïdes.

Nous venons de le dire, les spermatozoïdes ne sont pas réunis en faisceaux; c'est ce qui les distingue de ceux des oniscides.

On doit considérer les protubérances de toutes les métrocytes à formation exogène, et par conséquent celles des métrocytes analogues des oniscides, comme étant des cellules spermatiques incomplétement divisées. L'imperfection de cette division maintient les spermatozoïdes unis en faisceaux dans l'*Oniscus*, les annélides, etc., tandis que son achèvement donne aux cellules spermatiques des *Gammarus*, comme à celles des *Lithobius*, la liberté dont elles jouissent.

L'isolement des spermatozoïdes chez les amphipodes, est la raison principale pour laquelle nous trouvons que la description de HERMANN s'y adapte mieux qu'à ceux des isopodes où ils sont réunis en faisceaux. En effet HERMANN ne parle nullement dans sa note de productions semblables aux éléments en grappe de l'*Oniscus asellus* et de l'*Asellus aquaticus*. Est-il possible qu'il ait observé cette disposition sans la signaler, et qu'il se soit borné à donner la description de ce qui se passe dans chacune des protubérances spermatiques en particulier? Il est cependant un détail dans sa description des métamorphoses du noyau qui se rapporte mieux aux isopodes qu'au *Gammarus*, c'est la transformation du noyau en un cordon qui se trouve enroulé dans la cellule et qui en sort plus tard. Ce phénomène ne s'observe pas chez le *Gammarus*, car on n'y trouve jamais le noyau étiré et pelotonné dans la cellule. Ce détail pourrait bien se rapporter à un mode semblable à celui que nous avons décrit chez l'*Oniscus* et l'*Asellus*. Mais à ce propos on peut se demander si HERMANN n'a pas considéré comme un noyau allongé le boyau nucléinien qui est si remarquable et dont il ne fait pas mention?

AUTRES AMPHIPODES.

Nous avons constaté le même mode de spermatogénèse chez divers amphipodes, et entre autres chez deux espèces d'*Allorchestes* et chez la *Lysianassa spinicornis*. Aussi considérons-nous les phénomènes que nous venons de décrire dans le *Gammarus pulex* comme constituant le mode typique de la spermatogénèse des amphipodes; *les deux sous-ordres des crustacés édriophthalmes présentent donc une différence bien tranchée dans leur spermatogénése.*

(A continuer).

EXPLICATION DES FIGURES

N. B. *Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire et au microscope de Zeiss, à la hauteur de la table, le tube du microscope ayant 16 centimètres de longeur.*

A part certains cas particuliers, mentionnés dans le texte, les objets qui ont servi à la confection des dessins ont été traités d'après la méthode indiquée à la page 40.

PLANCHE I. (Myriapodes, Fig. 1 à 26.)

Grossissements : Fig. 1 : *Obj.* F, *Oc.* 1 et 4. — Fig. 2 à 26 : *Obj.* F, *Oc.* 1.

Lithobius forficatus.

FIG. 1. *A*. Métrocyte tirée d'un individu jeune : *mn* membrane du noyau ; *pn* protoplasme nucléaire ; *nl* nucléole-noyau. *B*. Noyau d'une métrocyte semblable : *nl* nucléole-noyau ; *v* vacuole.

FIG. 2. Cellule spermatique : *nl* nucléole-noyau en voie de destruction.

FIG. 3. Cellule spermatique s'allongeant par un pôle pour se transformer en spermatozoïde ; *nl* restes du nucléole-noyau dont la membrane a disparu.

FIG. 4. Stade plus avancé : *nl* restes du nucléole-noyau, les bâtonnets nucléiniens commencent à se disperser. Le filament axial est déjà ébauché.

FIG. 5. Stade ultérieur. On voit encore en *nl* quelques fragments nucléiniens ; des fragments semblables s'observaient aussi en d'autres points de la cellule, mais on a omis de les graver.

FIG. 6. Deux métrocytes qui viennent de se segmenter. Elles sont encore unies par leur plaque cellulaire *ab*. La membrane du noyau ne s'est pas encore formée autour des nucléoles-noyaux déjà reconstitués.

FIG. 7. Quatre cellules unies par les plaques cellulaires *ab* et *a'b'*, traversées par les restes du fuseau caryocinétique. Ces cellules peuvent être des métrocytes ou des cellules spermatiques.

FIG. 8. Quatre cellules spermatiques unies, et commençant à subir l'allongement unipolaire.

FIG. 9. Groupe de quatre cellules semblables ; l'allongement y est plus prononcé.

FIG. 10. Métrocyte uninucléée portant déjà l'ébauche de quatre spermatozoïdes ; les rudiments du filament axial *ax* sont nettement dessinés snr les prolongements qu'elle porte.

FIG. 11. Stade plus avancé du développement de cette métrocyte qui possède maintenant quatre nucléoles-noyaux issus de la division du noyau primitif.

FIG. 12. Stade encore plus avancé d'une métrocyte semblable : les quatre prolongements ont la signification de cellules spermatiques, bien que le filament axial n'y paraisse pas encore.

FIG. **13**. Stade encore plus avancé : les prolongements spermatiques de la métrocyte à quatre nucléoles-noyaux sont beaucoup plus allongés, ils sont devenus plus variqueux et laissent voir le filament axial en formation ; les renflements présentent des espaces vacuoleux.

FIG. **14**. Métrocyte uninucléée présentant deux prolongements spermatiques où l'on aperçoit le filament axial *ax*.

FIG. **15**. Stade subséquent d'une métrocyte semblable. Le noyau a donné naissance à deux nucléoles-noyaux. Les deux prolongements se sont développés; ils possèdent un filament axial mieux formé et laissent voir de plus, en *sp*, les rudiments fraîchement établis de la spirale.

FIG. **16**. Métrocyte possédant deux noyaux complets.

FIG. **17**. Métrocyte à quatre noyaux complets.

FIG. **18**. Faisceau formé de six cellules spermatiques déjà très allongées; les noyaux et les nucléoles ont disparu, mais le filament axial et la spirale n'ont pas encore fait leur apparition.

FIG. **19**. Groupe de quatre cellules spermatiques accolées, mais libres de toute adhérence réciproque. Celle qui figure sous le n° **2** possède encore un nucléole-noyau intact. Dans les trois autres cet élément commence à se désorganiser, sa membrane a déjà disparu, et les fragments nucléiniens ne tarderont plus à se disperser dans le protoplasme.

FIG. **20**. Tronçon d'une cellule spermatique déjà très allongée et se régularisant pour prendre la forme définitive du spermatozoïde; deux renflements seulement ont persisté. Le filament axial existe dans toute sa longueur, mais la spirale ne s'y forme point encore. Le noyau a disparu entièrement.

FIG **21**. Cellule spermatique semblable à la précédente, mais moins allongée et moins régulière Le changement de forme n'y est pas aussi avancé quoique le travail de différentiation interne y soit poussé plus loin, car outre le filament axial qui existe dans toute la longueur, la spirale y est visible en plusieurs endroits. Les tours de cette spirale, encore mince et filoïde, sont très rapprochés. Le filament axial est plus long que la cellule elle-même, aussi doit-il se pelotonner dans les renflements.

FIG. **22**. Coupe optique d'une cellule spermatique semblable à la précédente. La spirale existe déjà dans la partie supérieure de la figure : on y voit en *sp* la section des tours de spire, mais elle n'est pas encore formée dans la partie inférieure où la membrane est épaisse et continue (elle est représentée trop mince). Dans l'axe de cette cellule se voit aussi la coupe du filament axial.

FIG. **23**. Extrémité antérieure renflée d'une cellule spermatique vue de face.

FIG. **24**. Portion d'une cellule spermatique montrant le filament axial, et en divers endroits la spirale qui y a pris déjà la forme d'un ruban aplati, et dont les tours se sont espacés. En *B* est représentée une coupe optique de l'extrémité de cette même cellule. On peut y reconnaître que la spirale se découpe dans la membrane interne.

FIG. **25**. Extrémité d'un fragment de spermatozoïde adulte pris dans la vésicule séminale; le filament axial en sort par le bord rompu.

Geophilus.

FIG. **26**. Spermatophore extrait de la vésicule séminale.

PLANCHE II. (Lépidoptères, Fig. 27 à 47.)

Gr. : Fig. 27 à 30, 45 à 47 : F, 1. —
Fig. 31 à 34 : 1/12, 1. — Fig. 35 à 44 : 1/12, 4. — Fig. 46 : D, 1.

Chelonia caja.

EIG. 27. Colonie primitive extraite du testicule d'une larve longue de 5 millimètres.

FIG. 28. Colonie primitive provenant d'une larve de 10 millimètres.

FIG. 29. Cellules multinucléées extraites d'une colonie semblable à la précédente, mais un peu plus volumineuse.

FIG. 30. Colonie de métrocytes, légèrement écrasée par le porte objets, extraite d'une larve peu de temps avant la mue nymphale.

Bombyx rubi.

FIG. 31. Coupe microtomique d'une colonie semblable à la précédente, et extraite d'une larve.

Chelonia caja.

FIG. 32, 33 et 34. Métrocytes où l'on voit la multiplication des noyaux.

FIG. 35. Colonie de cellules spermatiques. Les noyaux y sont très petits.

Pieris brassicæ.

FIG. 36. Colonie de cellules spermatiques commençant à s'allonger; le filament axial est formé. L'état des noyaux est variable : dans les uns, les cordons nucléiniens sont encore intacts; dans les autres, ils sont fusionnés en une masse qui, çà et là, s'allonge en bâtonnet.

FIG. 37. Colonie de cellules spermatiques plus allongées, mais ne présentant pas encore de différentiation interne.

FIG. 38. Colonie plus avancée : le filament axial est formé et les cellules spermatiques sont plus développées; le noyau n'y est cependant pas encore modifié.

FIG. 39. Colonie un peu moins avancée que la précédente, à demi dissociée.

FIG. 40. Cellule spermatique isolée. Le filament axial est bien constitué, mais le noyau ne présente pas encore de modifications.

FIG. 41, 42, 43. Cellules semblables montrant trois stades de l'étirement de la masse nucléinienne.

Chelonia caja.

FIG. 44. Partie antérieure d'une colonie plus âgée, la nucléine y a la forme d'un fuseau. Au devant de la colonie s'observe une accumulation de protoplasme renfermant le noyau femelle.

Pieris brassicæ.

FIG. 45. Partie antérieure d'une colonie plus avancée. Protoplasme sur les côtés avec deux noyaux femelles.

Chelonia caja.

FIG. 46. Faisceau arrivé au même stade.

Noctuela.

FIG. 47. Faisceau très riche en protoplasme.

PLANCHE III. (Coléoptères, Fig. 48 à 73.)

Gr. : Fig. 48 à 50, 54 à 57, 69, 72 et 73 c : 1/12, 4. — Fig. 51, 58 à 62 : F, 4. — Fig. 52 et 53, 59 à 68 : F, 1. — Fig. 70 et 71 : 1/12, 1.

Hydrophilus piceus.

FIG. 48. Coupe transversale de la partie supérieure d'un cœcum testiculaire. *A*, métrocyte multinucléée; *B*, colonie.

FIG. 49. Coupe transversale de la partie moyenne du même cœcum. *A*, métrocyte multinuclée; *B*, jeune colonie; *C*, colonies pendant la période de segmentation; *D*, colonie après la fin de la période de segmentation : les cellules qui la composent sont des cellules spermatiques.

FIG. 50. Coupe transversale inférieure à la précédente. *A*, colonies des cellules spermatiques commençant à s'allonger, coupées obliquement; *B* et *C*, colonies plus avancées, dont le noyau n'a pas encore subi de modifications; *D*, stade suivant : les noyaux s'allongent; beaucoup d'entre eux montrent encore la nucléine sous la forme de petits fragments, d'autres la montrent plus ou moins fusionnée; *E*, stade plus avancé : la fusion de la nucléine est achevée dans tous les noyaux.

FIG. 51. Métrocyte multinucléée.

FIG. 52. Colonie de spermatozoïdes. Le développement des queues y est très avancé; celui des têtes l'est moins : ce sont encore des noyaux sphériques contenant des fragments du filament nucléinien. On y voit un volumineux noyau femelle; le protoplasme s'est surtout accumulé à son extrémité caudale.

FIG. 53. Colonie plus avancée, dissociée à son extrémité caudale. Le protoplasme s'est accumulé à la partie céphalique, et contient le noyau femelle dont le volume a considérablement augmenté.

FIG. 54, 55, 56. Cellules spermatiques à trois stades de leur allongement. Dans la fig. 56 le filament axial a fait son apparition.

FIG. 57. Cellules spermatiques plus avancées; la nucléine est rassemblée en un bâtonnet filiforme; la membrane nucléaire s'y est appliquée, puis a cessé d'être distincte.

Feronea anthracina.

FIG. 58. Métrocyte uninucléée tirée du testicule d'un très jeune individu pendant la période où la segmentation règne exclusivement.

FIG. 59. Métrocyte semblable tirée d'un testicule plus âgé.

FIG. 60, 61, 62. Trois stades du développement de la cellule précédente; multiplication des noyaux.

FIG. 63. Dernier stade de l'évolution de la même métrocyte; la division du protoplasme vient de s'opérer.

FIG. 64. Faisceau de spermatozoïdes presque mûrs.

Feronea nigerrima.

FIG. 65. Métrocyte à trois noyaux.

FIG. 66. Métrocyte multinucléée très volumineuse.

FIG. 67. Colonie à demi dissociée, renfermant des cellules uninucléées, des cellules en segmentation et des cellules multinucléées.

Feronea anthracina.

FIG. **68**. Cellules spermatiques renfermant un spermatozoïde enroulé dont la tête est encore sphérique.

FIG. **69**. Cellules renfermant, l'une deux, l'autre trois spermatozoïdes semblables aux précédents.

Helops caraboïdes.

FIG. **70**. Colonie de métrocytes.

FIG. **71**. Colonie de cellule spermatiques.

FIG. **72**. Colonie dérivant de la précédente. Les cellules spermatiques étirées se sont réparties en deux groupes orientés en sens contraire.

FIG. **73**. Stade plus avancé que le précédent; faisceau de spermatozoïdes presque achevés, légèrement écrasé par le couvre-objets.

PLANCHE IV. (Coléoptères, Fig. 74 à 112.)

Gr : FIG. **74** et **75**, **84** à **112** : 1/12, 1. — FIG. **76** à **82** : 1/12,4. — FIG. **83** : F, 1.

Geotrupes.

FIG. **74**. Faisceau de cellules spermatiques étirées. Les noyaux encore sphériques contiennent une masse sphéroïdale formée par l'élément nucléinien fusionné et coloré en bleu intense par le vert de méthyle.

FIG. **75** Même faisceau plus avancé; les cellules spermatiques sont devenues de minces filaments, et les noyaux se sont transformés en têtes linéaires. Le noyau femelle a fait son apparition au devant des têtes.

FIG. **76**. Une cellule spermatique provenant d'un faisceaux dissocié. Son noyau n'est pas encore modifié.

FIG. **77**. Cellule analogue. La nucléine est fusionnée et forme déjà une masse allongée; la membrane du noyau a disparu. Le filament axial est établi.

FIG. **78**. Cellule analogue plus avancée.

FIG. **79**. Cellule analogue à celle de la fig. **76**; plusieurs tronçons du filament axial s'y montrent.

FIG. **80**. Même cellule plus développée. La nucléine est fusionnée et rétractée au centre du noyau en une petite masse qui commence à s'allonger.

FIG. **81**. Stade ultérieur. La nucléine est beaucoup plus allongée, mais la membrane du noyau existe encore.

FIG. **82**. Spermatozoïde presque achevé. Le segment procéphalique est devenu plus court que dans la fig. **75**.

Chrysomela.

FIG. **83**. Faisceau de spermatozoïdes; deux noyaux femelles se voient sur les côtés.

Calosoma inquisitor.

FIG. **84**. Colonie de métrocytes.

FIG. **85**. **86**, **87**. Cellules extraites d'une colonie plus âgée. La multiplication nucléaire se poursuit dans ces cellules, sans que le protoplasme se divise, jusqu'au stade de la figure **88**.

FIG. **88**. Métrocyte multinucléée, peu de temps avant la division protoplasmatique.

FIG. **89**. Colonie de spermatozoïdes, issue d'une métrocyte semblable à celle de la figure précédente (après division protoplasmatique et segmentation des premières cellules-filles). On y voit le noyau femelle.

FIG. **90**. Colonie semblable, plus avancée; les têtes commencent à converger, tandis que les queues s'échappent de la cellule au pôle opposé.

FIG. **91**. Stade plus avancé : un grumeau de substance réfringente apparaît à l'extrémité antérieure.

FIG. **92**. La masse de substance réfringente a augmenté de volume et forme une pièce solide, déjà incurvée mais encore épaisse.

Carabus purpurascens.

FIG. **93**, **94**, **95**, **96**. Stades analogues à ceux des fig. **89**, **90**, **91** et **92**.

FIG. **97**. Faisceau semblable à celui de la fig. **95**, vu de face.

FIG. **98**. Stade plus avancé : la substance réfringente est maintenant une pièce aplatie et a pris la forme d'une petite écaille incurvée en nacelle.

FIG. **99**. Écaille débarrassée des spermatozoïdes, et vue de face.

Carabus auratus.

FIG. **100**. Spermatophores semblables aux précédents. Le protoplasme y a déjà pris, à la partie antérieure, la forme du spermatophore achevé, bien que sa transformation en substance réfringente soit encore à son début.

FIG. **101**. Spermatophore un peu plus avancé que le précédent. Il contient deux gouttes irrégulières de substance réfringente.

FIG. **102**. Spermatophore jeune, vu de profil.

Helops caraboïdes.

FIG. **103**. Faisceau de spermatozoides. On aperçoit à l'extrémité antérieure une gouttelette d'une substance réfringente analogue à la soie, et à laquelle le picro-carmin communique une coloration intense.

FIG. **104**. Stade plus avancé de la formation de ce spermatophore. La soie beaucoup plus abondante, forme un filament irrégulier; la gouttelette en s'allongeant entraîne les spermatozoïdes qui y demeurent insérés par l'extrémité de leur tête.

FIG. **105**. Spermatophore presque achevé.

Loricera.

FIG. **106**. Spermatophore analogue.

FIG. **107**. Spermatozoïde. L'extrémité de la tête y est ordinairement recourbée en crochet.

FIG. **108**. Spermatophore achevé. L'axe de soie, qui était primitivement incolore, s'est différentié en deux parties : une tige centrale qui reste incolore, et une gaîne où plongent les spermatozoïdes, et qui se colore intensément.

Feronea anthracina.

FIG. **109**. Tronçon du testicule dessiné en coupe optique. De chaque diverticulum latéral sort un filament de soie; le filament inférieur est encore très court.

FIG. **110**. Spermatophore en formation. La soie, encore peu développée, est renflée à l'une de ses extrémités qui est garnie d'une gerbe de spermatozoïdes. Cette extrémité porte une bordure formée d'une substance différente de la soie, qui ne se colore pas par le carmin, et qui englue les spermatozoïdes sur une certaine longueur.

FIG. **111**. Spermatophore moins avancé; les spermatozoïdes sont insérés sur la soie elle-même, ils se répartissent déjà en deux groupes qui vont devenir les larmes latérales. On n'y voit pas encore la substance incolore : ce qui semble indiquer que celle-ci se forme aux dépens de la soie, sous l'influence des spermatozoïdes.

FIG. **112**. Spermatophore plus avancé que celui de la fig. **110**. La substance incolore gagne du terrain vers l'arrière, à mesure que les spermatozoïdes s'accolent à la soie.

PLANCHE V. (Coléoptères, Fig. 113 à 124. — Diptères, Fig. 125 à 137).

Gr. : Fig. **113** à **120**, **123** à **131**, **133** à **135** et **137** : 1/12, 1. —
Fig. **132**, **134** et **136** : 1/12, 4. — Fig. **121** : A, 2. — Fig. **122** : A, 1.

Feronea anthracina.

FIG. **113**. Très jeune spermatophore : gerbe de spermatozoïdes fixée à une gouttelette de soie formée dans la lumière du testicule.

FIG. **114**. Spermatophore dans lequel la substance incolore fait son appariton au devant de la soie.

FIG. **115**. Spermatophore vu de profil; une zone incolore existe sur les deux faces.

FIG. **116**. Spermatophore plus jeune que le précédent, vu de profil également. La substance incolore y forme un épais bourrelet antérieur, et une zone mince sur une seule face.

FIG. **117**. Gouttelettes de soie répandues dans le testicule.

FIG. **118**. Spermatophore très avancé, vu de profil à son extrémité antérieure où l'on voit la spatule en coupe optique; dans la partie postérieure de la figure, il est vu de face. On y constate que les lames latérales ne sont pas achevées; un certain nombre de spermatozoïdes s'en détachent encore.

FIG. **119**. Spermatophore presque achevé; la portion antérieure doit cependant continuer à s'allonger, et la spatule terminale doit s'y développer; les lames latérales sont formées sur une plus grande longueur que dans le précédent.

FIG. **120**. Spermatophore terminé et découpé en tronçons; la portion postérieure est constituée par un mince filament de soie ne portant plus de lames latérales. A l'extrémité antérieure s'aperçoit la spatule bien développée.

FIG. **121**. Spermatophore dessiné sous un faible grossissement.

FIG. **122**. Spermatophore d'un carabique indéterminé. L'axe de soie y est contourné en spirale; les ailes sont détachées de la soie, excepté à l'extrémité antérieure.

Feronea nigerrima.

FIG. **123**. Partie antérieure d'un spermatophore extrait de la vésicule copulative de la femelle. Le tube qu'elle représente était primitivement rempli par l'axe de soie ; la substance de celui-ci a disparu, car le tube est vide et ne contient que quelques spermatozoïdes.

FIG. **124**. Tronçon de la partie moyenne du même spermatophore, vu de face, et montrant l'altération des lames latérales ; les spermatozoïdes se dégagent de ces derniers et passent dans le tube axial vide.

Ornithobia cervi.

FIG. **125**. Colonie de métrocytes.

FIG. **126**. Métrocyte provenant d'une colonie semblable à la précédente. La première division nucléaire s'y est achevée, mais le protoplasme ne donne encore aucun signe de division.

FIG. **127**. Métrocyte semblable où le protoplasme est en division : un sillon profond l'étrangle en deux portions. La membrane de la cellule n'est pas intéressée dans la formation de ce sillon.

FIG. **128**. Stade ultérieur. La deuxième division nucléaire est achevée ; les deux cellules sont contenues dans la membrane de la cellule-mère.

FIG. **129**. Stade ultérieur. La division protoplasmatique des deux premières cellules-filles est achevée ; quatre cellules sont contenues dans la membrane de la cellule-mère.

FIG. **130**. Stade ultérieur. Colonie née par la segmentation endogène d'une cellule-mère semblable à celle de la fig. **126**, et contenue encore dans la membrane de cette cellule.

FIG. **131**. Stade ultérieur. Colonie dans laquelle la segmentation a été poussée plus loin : les cellules qui la constituent sont des cellules spermatiques ; un certain nombre d'entre elles subissent déjà un allongement unipolaire.

FIG. **132**. Trois cellules spermatiques plus allongées, et dont le noyau n'a pas encore subi de modifications.

FIG. **133**. Colonie de cellules spermatiques dans lesquelles l'étirement est plus avancé. L'élément nucléinen de leur noyau s'est fusionné et rétracté, il apparait sous la forme d'un bâtonnet. A la partie antérieure de la colonie s'aperçoit une accumulation de protoplasme contenant un noyau femelle.

FIG. **134**. Cellules spermatiques provenant de la dissociation d'une colonie semblable à celle de la figure précédente. On y constate la présence du filament axial près du noyau et dans les renflements des queues.

FIG. **135**. Colonie spermatique plus avancée, à demi dissociée. Les spermatozoïdes qui la composent doivent encore s'allonger beaucoup.

FIG. **136**. Spermatozoïdes de l'âge des précédents, mais vus sous un grossissement plus fort.

FIG. **137**. Tronçon de la portion antérieure d'une colonie plus agée, et dont la longueur était d'environ le triple de celle du tronçon figuré. On y remarque le court segment procéphalique des spermatozoïdes.

PLANCHE VI. (Orthoptères, (Fig. 138 à 213. — Névroptères, Fig. 214 et 215. — Hémiptères, Fig. 216 à 227. — Hyménoptères, Fig. 228.)

Gr. : Fig. **138** à **142**, **199**, **215** et **226** : F, 1. — Fig. **143** à **148**, **222** et **227** : 1/12, 1. — Fig. **149** à **197**, **200** à **213**, **216** à **221**, **223** à **225** et **228** : 1/12, 4. — Fig. **198** : D, 1. — Fig. **214** : F, 4.

Decticus verrucivorus.

FIG. **138.** Métrocyte à deux noyaux présentant un prolongement amiboïde.

FIG. **139.** Métrocyte uninucléée.

FIG. **140.** Métrocyte binucléée, sans prolongement.

FIG. **141.** Stade ultérieur, trois noyaux.

FIG. **142.** Stade ultérieur, colonie qui vient de naître par la division endogène d'une cellule multinucléée.

FIG. **143.** Métrocyte semblable à celles qui composent la colonie précédente.

FIG. **144.** Stade ultérieur du développement de cette métrocyte, deux noyaux.

FIG. **145.** Stade ultérieur, trois noyaux.

FIG. **146.** Stade ultérieur, une vingtaine de noyaux.

FIG. **147.** Stade ultérieur, grand nombre de noyaux.

FIG. **148.** Stade ultérieur. La division du protoplasme s'est opérée et les cellules, nées de cette manière, se sont déjà segmentées. Les faibles dimensions des cellules qui constituent cette colonie permettent de les considérer comme des cellules spermatiques.

Les cellules dessinées dans les fig. **143** à **148** représentent donc des phases de la formation d'une colonie spermatique, et dérivent de la dernière division endogénique de l'évolution d'une métrocyte; elles sont d'ailleurs reconnaissables à leurs faibles dimensions ainsi qu'à la petitesse et au facies de leur noyau.

FIG. **149.** Cellule spermatique. Une très jeune vacuole est accolée au noyau ; un court rudiment de filament axial se voit au pôle opposé. L'élément nucléinien a commencé à se dissoudre dans le plasma nucléaire ; des bâtonnets y sont pourtant encore visibles au sein d'un liquide homogène. Le vert de méthyle a coloré ce noyau d'une manière uniforme.

FIG. **150.** Cellule spermatique : une vacuole un peu plus grande que la précédente se voit encore appliquée sur le noyau; une surface plane la sépare de celui-ci.

FIG. **151.** Cellule semblable dans laquelle la vacuole est séparée du noyau par une surface convexe; le noyau n'a pas subi de déformation.

FIG. **152.** Cellule semblable; le noyau se déforme, une surface concave le sépare maintenant de la vacuole.

FIG. **153.** Stade ultérieur du développement de la cellule spermatique : l'allongement unipolaire est déjà bien accentué et le filament axial a fait son apparition.

FIG. **154.** Cellule spermatique très allongée et assez épaisse sur toute sa longueur; elle peut représenter un stade ultérieur à celui qui est marqué dans la fig. **157.** Le protoplasme autour du noyau est presque entièrement résorbé.

FIG. **155.** Cellule spermatique dont le noyau est déjà plus différencié que dans les cellules précédentes : la nucléine y est entièrement dissoute; de plus une saillie s'élève de la paroi antérieure du noyau et s'avance dans la vacuole.

FIG. **156.** Cellule spermatique dans laquelle le noyau est au même stade que dans la figure précédente. Mais l'allongement de la cellule n'y a pas encore débuté, bien que le filament axial y soit déjà très long; on aperçoit ce dernier pelotonné autour du noyau.

FIG. **157.** Cellule spermatique. La transformation du noyau y est plus avancée que dans la figure précédente; la saillie antérieure du noyau a pris la forme d'une lamelle aplatie portant à ses angles deux épaississements ponctiformes.

FIG. **158.** Cellule spermatique. L'allongement du noyau y est plus prononcé.

FIG. **159.** Cellule spermatique plus avancée. Le noyau a pris la forme d'une palette. On remarque dans ce noyau une vacuole interne. Dans toute la portion antérieure de la cellule le protoplasme cellulaire a disparu, et le noyau surmonté de la vacuole antérieure y paraît nu, bien qu'en réalité il soit revêtu de la membrane cellulaire fusionnée sans doute avec la membrane nucléaire et la membrane de la vacuole.

FIG. **160.** Cellule spermatique plus avancée. Les chambres latérales de la vacuole antérieure commencent à faire saillie sur les parties latérales du noyau qui continue à s'étirer.

FIG. **161.** Stade ultérieur. Ces deux saillies sont plus accentuées; on y reconnaît déjà leur destination : elles vont former les crochets latéraux des spermatozoïdes.

FIG. **162.** Spermatozoïde achevé, vu de profil.

FIG. **163.** Spermatozoïde achevé, vu de face.

FIG. **164.** Cellule spermatique déjà très allongée; le filament axial *ax* y est à peine ébauché. Le noyau ne présente pas d'autre modification que la dissolution partielle de la nucléine; ce phénomène a eu pour résultat de faire prendre au noyau, sous l'action du vert de méthyle, une coloration uniforme, indiquée dans la figure par un pointillé homogène.

FIG. **165.** Cellule spermatique à deux noyaux surmontés d'une vacuole antérieure.

FIG. **166.** Cellule spermatique semblable à la précédente mais plus avancée : les noyaux y sont déjà modifiés dans leur forme, et le filament axial s'y est découpé dans le protoplasme indivis.

FIG. **167.** Cellule spermatique donnant naissance à quatre spermatozoïdes.

FIG. **168.** Cellule spermatique dont le noyau allongé est vu de profil, et renferme une vacuole interne.

FIG. **169.** Cellule spermatique semblable à la précédente, mais où le filament axial s'est dégagé de la cellule et pend au dehors.

FIG. **170.** Cellule spermatique en peu plus avancée que celle de la fig. **168.** L'étirement de cette cellule est déjà très prononcé, mais le filament axial n'est pas formé; tandis que dans la fig. **168** le filament axial existe, bien que la cellule n'ait pas encore subi d'étirement.

FIG. **171.** Deux vues d'une même cellule spermatique. La figure de gauche est une vue de profil, celle de droite est une vue de face. Dans chacune, on remarque un espace vide entre le noyau et la membrane cellulaire; ce vide résulte de la résorption du cytoplasme. La membrane cellulaire y est appliquée en avant à la paroi de la vacuole; elle ne tardera plus à s'appliquer intimement sur tout le noyau, phénomène qui est accompli dans les cellules de la fig. **172.**

FIG. **172.** Deux vues d'une même cellule spermatique plus développée. La supérieure est une vue de profil, l'inférieure une vue de face. On y remarque les baguettes et les points d'épaississement de la partie antérieure du noyau.

Locusta viridissima.

FIG. **175**. Métrocyte analogue à celle de la fig. **139**. On y voit en *c* une enclave albuminoïde.

FIG. **176**. Cellule spermatique. A côté du noyau et du filament axial, elle renferme une vacuole *v* semblable à la vacuole antérieure du spermatozoïde, mais n'affectant jusqu'ici aucun rapport avec le noyau. Ce dernier laisse voir encore des bâtonnets nucléiniens plongés dans une substance uniformément colorée par le vert de méthyle.

FIG. **177**. Cellule spermatique. Le noyau est dans le même état que dans la figure précédente, seulement il porte une vacuole antérieure très développée.

FIG. **178**. Cellule spermatique. Le noyau ne montre plus de bâtonnets nucléiniens; ces éléments sont dissouts et le noyau paraît formé d'une substance homogène, soit que le caryoplasma ait, comme les bâtonnets, subi la dissolution, soit qu'il se trouve seulement masqué par la réfringence de la nucléine dissoute. On remarque de plus dans ce noyau une vacuole interne. Dans le protoplasme se voit une petite enclave *e*.

FIG. **179**. Cellule spermatique. Le noyau renferme une vacuole. Le protoplasme contient une enclave *e* accolée au filament axial.

FIG. **180**. Cellule spermatique. Le noyau porte deux vacuoles : l'une est la vacuole antérieure ordinaire; l'autre, postérieure, est une vacuole interne du noyau et semblable à la vacuole centrale de la fig. **178**.

FIG. **181**. Cellule spermatique analogue. Le noyau renfermé, comme dans la figure précédente, une vacuole interne située à la naissance du filament axial, et une vacuole antérieure; celle-ci est un peu plus volumineuse et la saillie antérieure du noyau qui s'y avance porte déjà les deux épaississements ponctiformes.

FIG. **182**. Cellule spermatique. L'étirement est poussé très loin, sans que le filament axial se montre encore.

FIG. **183**. Cellule spermatique plus avancée. Le noyau, différentié dans sa forme, contient encore des bâtonnets nucléiniens.

FIG. **184**. Cellules permatique plus avancée : la saillie antérieure est plus développée.

FIG. **185**. Stade suivant. La saillie antérieur s'est encore allongée, et ses épaississements ponctiformes sont devenus proëminents.

FIG. **186**. Cellule spermatique dans laquelle la saillie antérieure ne porte pas d'épaississements ponctiformes.

FIG. **187**. Cellule spermatique vue de face. Le noyau y passe de la forme d'une palette à celle d'une tige cylindrique. La membrane cellulaire jusqu'ici n'a pas suivi la déformation du noyau ; aussi voit-on un espace vide entre elle et ce corps.

FIG. **188**. Cellule spermatique plus avancée. La membrane cellulaire, qui était détachée du noyau dans la figure précédente, commence à s'en rapprocher ; les crochets se dessinent.

FIG. **189**. Cellule spermatique analogue. Les crochets se dirigent tous deux de manière à faire saillie sur l'une des faces du spermatozoïde, comme dans la fig. **162** ; ils sont moins allongés que dans la fig. **188**.

FIG. **190**. Cellule spermatique. Stade analogue à celui de la fig. **156** du *Decticus* ; la saillie antérieure du noyau ne fait que s'y dessiner.

FIG. **191** et **192**. Deux cellules spermatiques. Elles représentent de profil des cellules semblables à celle de la fig. **182**.

FIG. **193**. Cellule spermatique vue de profil : stade analogue à celui de la fig. **187**. On y remarque sous la vacuole un petit espace triangulaire communiquant avec elle, et qui représente la cavité d'une des chambres latérales de cette vacuole ; ces chambres, on se le rappelle, vont se trouver comprises dans les crochets.

FIG. **194**. Cellule semblable mais plus volumineuse.

FIG. **195**. Cellule spermatique plus avancée et vue de profil. Les deux crochets se dirigent en avant ; on y remarque la baguette brillante qui part des points d'épaississements et qui constitue comme leur squelette. Les baguettes et les points sont très développés dans cette cellule.

FIG. **196**. Cellule spermatique effilée possédant déjà un filament axial bien établi, tandis que son noyau n'est encore modifié ni dans sa forme, ni dans sa constitution interne.

FIG. **197**. Cellule à quatre noyaux ; le volume de ceux-ci indique que ce sont des noyaux spermatiques. Cette cellule va donner naissance à quatre spermatozoïdes ; mais jusqu'ici il n'est pas possible de dire si le protoplasme va se diviser au préalable, ou si le filament axial va se découper dans sa masse indivise. L'un des noyaux contient une sphérule nucléinienne, *n*, appliquée à la membrane.

FIG. **198**. Faisceau de spermatozoïdes ayant atteint à peu près le stade de la fig. **184**, dessiné sous un faible grossissement.

Libellula depressa.

FIG. **199**. Colonie de métrocytes.

FIG. **200**. Cellule spermatique.

FIG. **201**. Cellule spermatique donnant naissance à deux spermatozoïdes. La membrane des noyaux a disparu et le filament nucléinien commence à se détendre.

FIG. **202**. Cellule spermatique formant trois spermatozoïdes. Le déroulement du boyau est plus accentué que dans la figure précédente.

FIG. **203**. Cellule spermatique engendrant deux spermatozoïdes. L'extension du boyau est encore plus prononcée.

FIG. **204**. Trois cellules spermatiques contenant un boyau nucléinien bien dégagé.

FIG. **205**, **206** et **207**. Trois stades du changement de forme de la cellule spermatiques. Le boyau nucléinien se redresse en même temps que la cellule s'allonge. On remarquera que ce boyau est devenu plus court et plus épais que dans les stades précédents.

FIG. **208**. Stade suivant. La cellule a pris la forme d'un fuseau et le protoplasme se réduit de plus en plus.

FIG. **209**. Stade ultérieur. La membrane cellulaire s'est appliquée sur le bâtonnet nucléinien ; le protoplasme a presque totalement disparu, il n'est plus représenté que par une petite portion incolore à l'extrémité effilée du spermatozoïde.

FIG. **210**, **211**, **212** et **213**. Quatre stades de l'achèvement du spermatozoïde. La portion incolore, c'est-à-dire la queue, devient de plus en plus longue, tandis que la tête se raccourcit. Si l'on compare ces cellules spermatiques avec celles des figures **200** et **204**, on constate qu'elles ont diminué de volume pendant la différentiation du spermatozoïde.

Panorpa vulgaris.

FIG. 214. Cellule spermatique en voie d'étirement. On peut constater dans cette figure le caractère unipolaire de l'étirement. Le noyau tout entier s'allonge, prend la forme d'un fuseau. L'élément nucléinien fusionné y revêt la forme d'un bâtonnet se continuant en arrière avec le filament axial.

Phryganea pilosa.

FIG. 215. Faisceau de spermatozoïdes en boucle. On remarque dans l'intérieur de la boucle les restes du noyau femelle, des bâtonnets nucléiniens et du caryoplasma; quant à la membrane nucléaire elle a disparu.

Aphrophora spumaria.

FIG. 216. Métrocyte uninucléée. Son noyau se prépare à la division, ainsi que l'indique la fragmentation du filament nucléinien en bâtonnets incurvés.

FIG. 217. Colonie de métrocytes, née d'une métrocyte semblable à la précédente.

FIG. 218. Cellule spermatique. Début de l'étirement unipolaire.

FIG. 219. Cellule spermatique. Le filament axial est formé. Dans le noyau, on voit l'élément nucléinien s'appliquer contre la membrane, laissant ainsi un espace vide au centre du noyau.

FIG. 220. Cellule spermatique formant deux spermatozoïdes. Le protoplasme contient une petite vacuole.

. FIG. 221. Cellule spermatique. Une vacuole se montre au devant du noyau ; celui-ci est en voie d'allongement : il renferme encore des bâtonnets nucléinien, mais ces corps sont plongés dans une substance contenant de la nucléine en solution, et se colorant uniformément. Ce noyau ne présente pas de vacuole interne.

FIG. 222. Faisceau de spermatozoïdes. Les têtes ne portent pas de vacuole antérieure ni de vacuole interne.

FIG. 223. Deux cellules spermatiques. La tête renferme une ou deux vacuoles intérieures, résultant de l'espace central, déjà visible dans la figure 219 avant la fusion de l'élément nucléinien.

FIG. 224. Cellule spermatique dont le noyau fusiforme ne contient ni vacuole ni bâtonnets nucléiniens; ceux-ci sont entièrement dissouts.

FIG. 225. Spermatozoïde presque achevé : stade faisant suite à celui de la fig. 223. La vacuole antérieure persiste; le vide central du noyau est devenu, dans la tête, une simple fente.

Velia currens.

FIG. 226. Faisceau de spermatozoïdes. A la partie antérieure on voit une masse considérable de protoplasme encore limitée par la membrane de la colonie spermatique. Cette membrane, au niveau des têtes, s'est rompue et a laissé échapper toute la portion postérieure du faisceau qui y était pelotonné. En *t*, se voient les têtes qui sont très courtes; elles sont surmontées d'un segment procéphalique très développé. En arrière d'une grande vacuole, traversée par le faisceau, on aperçoit le petit noyau femelle, dont le graveur a omis d'exécuter l'intérieur; (le petit corps ovale qui se voit sur le côté du faisceau n'est donc pas une vacuole, ainsi que semble l'indiquer cette figure, mais un noyau).

Notonecta glauca.

227. Portion antérieure d'un faisceau de spermatozoïdes montrant de nombreux noyaux femelles sur les côtés. Ces spermatozoïdes ont près d'un centimètre et demi de longueur.

Ichneumonide non déterminé.

228. Spermatophore en bouquet : *x*, culot de substance réfringente homogène.

PLANCHE VII. (Orthoptères, Fig. 173 et 174, 229 à 239. — Arachnides, Fig. 240 à 310).

Gr. : Fig. **173** et **239** : D, 1. — Fig. **174**, **229** à **238**, **240** à **276**, **304** à **330** : 1/12, 4. — Fig. **277** à **285** : F, 1. — Fig. **286** et **287**, 1/12, 1. — Fig. **288** et **293** : F, 4. — Fig. **289** à **292**, **294** à **303** : 1/18, 4.

Locusta viridissima.

173. Faisceau de spermatozoïdes. Ces éléments sont groupés en petits faisceaux secondaires.

174. Un des groupements secondaires vu de face.

229. Autre groupement secondaire, vu de face également, mais à un stade moins avancé que le précédent.

230. Tronçon de spermatophore. A l'extrémité inférieure se voit un spermatozoïde détaché des autres. Ce tronçon présente à la vue la gouttière que laissent entre eux les bras des ancres procéphaliques soudées. La profondeur de cette gouttière et le relief de ses bords sont peu indiqués dans cette figure, c'est là du reste un effet difficile à obtenir dans les réprésentations de cet objet. L'axe du spermatophore est formé d'une substance homogène; sur ses parties latérales se voient deux séries longitudinales de traits transversaux produits par les petites portions élargies que l'on aperçoit à la base des branches dans les fig. **231** et **233**, où elles sont désignées par les lettres *xz* et *yz*.

231. Tronçon de spermatophore en destruction, vu de profil. Un seul des bras de l'ancre est visible dans chaque spermatozoïde; l'autre, situé en dessous, est caché par le premier. Les portions comprises entre les lettres *i* et *f* sont les pièces de chaque spermatozoïde qui se soudent entre elles pour former l'axe du spermatophore. Cet axe dans le spermatophore achevé porte en avant la gouttière qui est vue de face dans la fig. **230**, et qui n'est autre que l'espace compris dans l'écartement des ancres; en arrière il donne attache aux portions des spermatozoïdes qui ne se soudent pas.

232 en **233**. Ancres procéphaliques, trouvées en grand nombre dans une préparation du contenu de l'oviducte. Les portions comprises entre les lettres *x* et *y* sont celles qui se soudent. Il est probable que les petites portions élargies *xz* et *yz* ne se soudent pas et produisent les deux séries de traits transversaux qui, dans les spermatophores examinés de face, s'aperçoivent le long de l'axe homogène (fig. **230**).

234 et **235**. Groupements d'ancres, trouvés dans la même préparation. Dans la fig. **234** elles affectent encore les unes vis-à-vis des autres la position qu'elles ont dans le spermatophore inaltéré. Dans la fig. **235** elles sont décollées et tombées à plat sur le porte-objets.

FIG. **236**. Spermatozoïde provenant de la rupture d'un spermatophore.

FIG. **237**. Groupement de spermatozoïdes tiré de l'oviducte. Ces éléments y affectent la même disposition que dans la fig. **174** qui représente non pas un stade de la destruction du spermatophore, mais un stade de son édification dans le spermiducte.

FIG. **238**. Groupement analogue à celui de la fig. **231** et tiré de la même préparation, seulement les spermatozoïdes y affectent une disposition qui reste énigmatique pour nous, bien qu'elle soit susceptible d'interprétation, ainsi qu'il est dit dans le texte.

FIG. **239**. Spermatophore de *Locusta viridissima*, vu sous un faible grossissement.

Tetragnatha extensa.

FIG. **240**. Métrocyte uninucléée.

FIG. **241, 242, 243**. Trois stades de la multiplication des noyaux dans une métrocyte semblable.

FIG. **244**. Stade ultérieur. Colonie de métrocytes nées simultanément par la division protoplasmatique d'une métrocyte multinucléée.

FIG. **245**. Stade ultérieur. Les métrocytes de la colonie se sont segmentées et ont donné naissance à des cellules plus petites; les dimensions et le nombre de celles-ci permettent de les considérer comme des cellules spermatiques.

FIG. **246**. Cellule spermatique isolée. Son noyau renferme un boyau nucléinien très distinct.

FIG. **247**. Cellule spermatique plus avancée. La membrane du noyau a disparu et le boyau nucléinien s'est légèrement déroulé.

FIG. **248** Stade ultérieur. Le boyau nucléinien s'est allongé et déroulé davantage; de plus il est en relation avec un filament axial incolore, et pelotonné comme lui dans la masse du protoplasme.

FIG. **249**. Cellule spermatique subissant l'allongement unipolaire.

FIG. **250** et **251**. Deux stades ultérieurs de cet allongement.

FIG. **252**. Spermatozoïde achevé.

FIG. **253**. Cellule spermatique formant deux spermatozoïdes.

FIG. **254**. Cellule spermatique devant organiser quatre spermatozoïdes.

FIG. **255**. Stade ultérieur du développement de la cellule précédente.

FIG. **256**. Cellule spermatique multinucléée.

FIG. **257**. Stade ultérieur du développement de la cellule précédente. La division du protoplasme s'est effectuée, et les noyaux présentent déjà des modifications internes : l'élément nucléinien, après s'être fusionné, s'est blotti contre la membrane nucléaire et a pris la forme d'un anneau. Plusieurs de ces anneaux sont brisés et entrouverts.

FIG. **258**. Cellule spermatique tirée d'une colonie dont beaucoup de cellules présentaient l'aspect qu'elles offrent dans la colonie de la fig. **357**. Elle montre un stade plus avancé de la formation de la tête du spermatozoïde : en effet le corps nucléinien, qui précédemment revêtait la forme d'un anneau, s'y est accru en longueur tout en se pelotonnant un peu dans le cytoplasma; la membrane nucléaire a disparu.

Tegenaria atrica.

FIG. **259**. Colonie de métrocytes.

FIG. **260**. Métrocytes résultant de la division des précédentes.

FIG. **261** et **262**. Deux stades de la segmentation binaire d'une métrocyte de plus petite taille.

FIG. **263**. Colonie de quatre métrocytes formées par voie endogène.

FIG. **264**. Cellule spermatique uninucléée .

FIG. **265** et **266** Deux stades de la formation du spermatozoïde dans une cellule spermatique uninucléée. La nucléine fusionnée s'est rétractée au centre du noyau en prenant une forme ovoïde ; dans la seconde figure cette forme s'est modifiée, la nucléine y revêt la forme d'un croissant.

FIG. **268**, **260** et **267**. Trois stades de la formation des spermatozoïdes dans une cellule spermatique binucléée.

FIG. **270** à **273**. Quatre stades de la transformation du noyau dans une cellule spermatique quadrinucléée.

FIG. **274**. Stade plus avancé. Le corps nucléinien s'est détendu et a rompu la membrane nucléaire dont il porte encore des lambeaux.

FIG. **275**. Deux cellules spermatiques binucléées, encore unies par une plaque cellulaire.

FIG. **276**. Cellule spermatique extraite du canal vaginal de la femelle.

Agelena labyrinthica.

FIG. **277** à **279**. Trois stades de la multiplication des noyaux dans une métrocyte,

FIG. **280** et **281**. Deux stades de la transformation des noyaux dans une cellule spermatique quadrinucléée.

FIG. **282** et **283**. Deux stades du même développement dans une cellule spermatique à deux noyaux.

FIG. **284**. Cellule spermatique contenant huit noyaux.

FIG. **285**. Cellule semblable dans laquelle s'organisent les spermatozoïdes. La lettre *d* marque un spermatozoïde vu par son bord convexe.

Lycosa.

FIG. **286** et **287**. Deux spermatozoïdes présentant un segment caudal très court.

Phalangium longipes.

FIG. **288**. Colonie de métrocytes.

FIG. **289** à **293**. Développement d'une métrocyte qui devient multinucléée puis forme, par voie endogène, une nouvelle colonie de métrocytes plus petites que les premières.

FIG. **294** et **295**. Segmentation binaire d'une des métrocytes de la colonie précédente.

FIG. **296**. Cellule spermatique résultant de la segmentation binaire des mêmes métrocytes.

FIG. **297**. Colonie de cellules spermatiques, dérivant d'une colonie de métrocytes, semblable à celle de la fig. **288**. L'augmentation du nombre des cellules est le résultat de la segmentation binaire qui a envahi les métrocytes. Le noyau de ces cellules spermatiques contient un anneau que le vert de méthyle colore assez vivement : c'est l'élément nucléinien qui, en se fusionnant, s'est rétracté de manière à laisser au centre du noyau aplati un espace vide.

FIG. **298**. Cellule spermatique isolée et vu à un fort grossissement.

FIG. **299**. Cellule spermatique formant deux spermatozoïdes.

FIG. **300**. Cellule spermatique dans laquelle l'anneau nucléinien est brisé.

FIG. **301**. Cellule spermatique ou spermatozoïde. Une très faible zone de protoplasme entoure encore l'anneau nucléinien.

FIG. **302** et **303**. Cellules spermatiques dans lesquelles l'anneau, après s'être fixé, s'est détendu. La rencontre assez fréquente de ces éléments semble indiquer que la forme du spermatozoïde parfait n'est pas celle d'un corps lenticulaire mais bien celle d'une tigelle semblable au spermatozoïde des aranéides ou à celui de la *Libellula depressa*.

FIG. **304**. Très petite métrocyte en caryocinèse; elle va donner naissance à deux cellules spermatiques (voir p. 136, ligne 21).

Buthus occitanus.

FIG. **305** et **306**. Deux métrocytes.

FIG. **307**. Colonie de métrocytes.

FIG. **308**. Métrocyte multinucléée. La pelotte nucléinienne dans certains noyaux présente une disposition radiée.

FIG. **309**. Colonie de cellules spermatiques.

FIG. **310**. Faisceau de spermatozoïdes, enroulé dans la membrane épaisse de la colonie spermatique.

PLANCHE VIII. (Isopodes, Fig. 311 à 334. — Amphipodes, Fig. 337 à 356).

Gr. : FIG. **311**, **313** à **328**, **331** à **356** : 1/12, 4. — FIG. **312** : F, 1. — FIG. **329** et **330** : 1/12, 1

Oniscus asellus.

FIG. **311**. Cellules qui remplissent l'extrémité supérieure des cœcums testiculaires.

FIG. **312**. Cellules de l'épithélium qui tapisse la canal déférent jusqu'à la base des cœcums. Les fig. **313**, **314** et **315** représentent trois des noyaux que l'on trouve toujours en quantité plongés dans une masse indivise de protoplasme.

FIG. **313**. Noyau libre entouré d'un peu de protoplasme : il est en voie de division par étranglement et l'élément nucléinien y est très fragmenté.

FIG. **314**. Autre noyau libre se divisant également; le filament nucléinien y est gros et tortillé de manière à former une pelotte serrée.

FIG. **315**. Noyau libre montrant le pointillé que porte sa membrane.

FIG. **316**. Métrocyte à deux noyaux.

FIG. **317**. Métrocyte à six noyaux.

FIG. **318**. Stade plus avancé d'une métrocyte à six noyaux. Les noyaux se sont allongés et sont contenus dans des masses piriformes de protoplasme attachées au corps de la cellule par un pédicelle. Ces masses piriformes sont nées sous la forme de protubérances sur une métrocyte à six noyaux. Dans la fig. **322** on voit un stade moins avancé de la formation de ces protubérances.

FIG. **319**. Grappe un peu plus avancée que la précédente; les pédicelles des masses piriformes se sont amincis. Cette figure diffère de la précédente par l'état des noyaux : tout l'élément nucléinien y est dissout, et les noyaux, en forme de larme, paraissent formés d'une substance homogène et se colorant uniformément par le vert de méthyle; tandis que dans la fig. **318**, le filament nucléinien est resté intact pendant l'allongement du noyau, qui n'a fait que donner aux anses nucléiniennes une disposition parallèle.

FIG. **320**. Stade plus avancé d'un élément semblable au précédent. Le noyau y est profondément modifié : sa membrane à disparu et son filament nucléinien apparaît comme un écheveau plongé dans le protoplasme de la protubérance qui le contient. Les six masses piriformes de la fig. **318** se sont allongées et transformées en un cordon irrégulier. On voit pénétrer dans chacune d'elles un fil très mince, c'est le filament axial du spermatozoïde; il représente le premier rudiment de la hampe ou queue du spermatozoïde, et il s'édifie à la manière ordinaire dans le réseau plasmatique.

FIG. **321**. Stade ultérieur du développement des masses piriformes. Celles-ci ont pris la forme de minces cordons portant encore un renflement à leur extrémité libre. Ces cordons contiennent dans leur axe un filament nucléinien homogène qui se pelotonne sur lui-même dans le renflement terminal.

FIG. **322**. Élément en grappe analogue à ceux des fig. **318** et **319**, mais portant sept protubérances au lieu de six, qui est le nombre le plus ordinaire. Ces protubérances contiennent un filament nucléinien pelotonné se continuant jusque dans le corps de la métrocyte. Qu'elle est l'origine de ce filament? Il est clair qu'il vient du noyau. Les noyaux homogènes de la fig. **319**, où la dissolution de la nucléine a été précoce, lui ont peut-être donné naissance en s'étirant de bonne heure, avant même que les protubérances plasmatiques ne se soient développées en longueur. Mais il n'est pas impossible que ce cordon ne soit tout simplement le boyau nucléinien du noyau, qui se serait seulement déroulé sans subir de fusion ni de dissolution ; il sufirait en effet que le boyau nucléinien des six noyaux de la fig. **317** s'épaississe un peu et devienne libre dans le protoplasme, pour qu'il prenne exactement l'aspect du cordon interne des protubérances.

FIG. **323**. Élément en grappe plus avancé que ceux des fig. **318** et **319**. Le développement des protubérances y est un peu différent. En effet, au lieu de se détacher du corps de la cellule, elles restent accolées à mesure qu'elles descendent; le filament nucléinien qu'elles contiennent se déroule et rentre dans le corps de la cellule. Dans le protoplasme s'aperçoivent déjà les hampes.

FIG. **324**. Élément en grappe, semblable au précédent mais plus avancé. Les protubérances continuant à descendre le long du corps de la cellule sont arrivées à son extrémité inférieure; elles ne tarderont pas à se fusionner. Les hampes ne sont pas encore formées.

FIG. **325**. Stade un peu plus avancé : on voit les hampes incolores sortir d'une certaine longueur par l'extrémité brisée de la métrocyte.

FIG. **326**. Élément semblable au précédent : les filaments nucléiniens qui vont devenir les flagellums sont moins amincis, et ils se terminent d'une manière peu distincte en haut. Ainsi que le montrait l'absence de coloration de tout le faisceau qui occupe l'extrémité supérieure de la métrocyte, les filaments nucléiniens ne s'avancent pas jusqu'à cette extrémité ; ils s'arrêtent au point où les hampes incolores deviennent parallèles.

FIG. **327**. Faisceau de spermatozoïdes plus avancés. Il représente un stade ultérieur du développement d'un élément du genre de ceux qui se voient dans les fig. **320** et **321**. Les flagellums sont complètement extérieurs au corps de la cellule-mère qui ne contient que les hampes. Les flagellums se relient à leur hampe en formant une boucle. Un filet aminci termine le faisceau à son extrémité supérieure.

FIG. **328**. Faisceau dérivant probablement d'un élément du genre de ceux des fig. **323**, **324**, **325** et **326**. Les filaments nucléiniens étaient donc contenus dans le corps de la mé-

trocyte, mais les manipulations les en ont fait sortir; ils sous-tendent maintenant sur une certaine longueur le faisceau incurvé des hampes. Il n'est pas impossible que ce faisceau dérive aussi d'éléments du genre de celui de la fig. **327**; il faudrait alors que la rentrée des flagellums eût été tardive.

FIG. **329**. Portion antérieure d'un faisceau de spermatozoïde ou, si l'on veut, d'un spermatophore.

FIG. **330**. Élément semblable, mais plus avancé; les flagellums, encore libres, sont beaucoup plus longs que dans la figure précédente.

Asellus aquaticus.

FIG. **331**. Spermatoblaste assez jeune. On y remarque l'énorme noyau femelle dans lequel la nucléine est réunie en sphérules; la plus grande de celles-ci présente une vacuole, particularité qui s'observe communément dans les productions de cette espèce. Le caryoplasma est très abondant et vacuoleux. Autour du noyau femelle sont disséminés des noyaux plus petits, ce sont des noyaux mâles; en se multipliant ils donneront naissance aux noyaux spermatiques, destinés à former les flagellums.

FIG. **332** Élément plus avancé. Les noyaux présentent les premiers indices de la formation des flagellums. Le fil nucléinien s'est blotti contre la membrane.

FIG. **333**. Stade plus avancé. Les noyaux deviennent fusiformes, et leur extrémité amincie se continue dans un cordon auquel le vert de méthyle imprime une coloration intense; ce cordon est bien un filament nucléinien. Il parait résulter de la fusion et de l'étirement de tout le contenu nucléinien du noyau. Cet objet est d'une observation délicate et il est difficile de décider si, dans certains noyaux, toute la nucléine se fusionne en même temps qu'elle sort du noyau, ou si le filament nucléinien ne fait que se dérouler. Les hampes sont déjà formées dans le protoplasme. Il est remarquable que la plupart des noyaux sortis de la métrocyte ne sont pas enveloppés d'une couche de protoplasme.

FIG. **334**. Grand spermatoblaste montrant des protubérances semblables à celles de l'Oniscus. Les noyaux qu'elles contenaient ont déjà donné naissance au filament nucléinien du flagellum. Contrairement à ce qui s'observe dans la figure précédente, ces noyaux devaient être entourés d'une masse considérable de protoplasme qui, après l'étirement des protubérances, sera utilisée dans la formation des massues terminales des flagellums; (voir fig. **335**), tandis que, dans le cas de la fig. **333**, les restes du noyau contribueront presque seuls à former ces massues.

FIG. **335**. Faisceau de spermatozoides. La partie filiforme des flagellums se colore vivement dans le vert de méthyle, tandis que la portion renflée qui les termine y reste incolore; cette dernière portion se colore au contraire dans la safranine.

Les flagellums se rattachent à l'extrémité supérieure des hampes, mais leur point d'attache est caché par une substance abuminoïde visqueuse, charriant des granules et des vacuoles, et formant autour du faisceau une gaîne opaque. Le plus souvent toute la partie supérieure des faisceaux est entourée d'une masse si considérable de cette substance, que les flagellums s'y trouvent entièrement cachés.

Nous ferons remarquer que le nombre de noyaux que contient le spermatoblaste de l'*Asellus aquaticus*, et par suite le nombre de flagellums d'un faisceau, est ordinairement plus grand que dans les objets figurés; ce nombre a été réduit à dessein pour atténuer la difficulté de l'exécution de ces figures compliquées.

FIG. **336**. Extrémités de deux flagellums moins avancés.

Gammarus pulex.

FIG. **337** à **339**. Métrocytes.

FIG. **340**. Cellule spermatique, née par simple segmentation binaire ; son noyau n'a encore subi aucune modification.

FIG. **341**. Celulle spermatique dont tout l'élément nucléinien est fusionné, et s'est rétracté au centre du noyau.

FIG. **342**, **343**, **345** à **349**. Divers stades de la transformation du noyau en tête, dans les cas où la nucléine se fusionne en une masse centrale. On peut y suivre aussi le changement de forme de la cellule spermatique; *v*, vacuole; *e*, enclave albuminoïde.

FIG. **344**, **350**, **351** et **355**. Divers stades de la transformation du noyau en tête, dans le cas où l'élément nucléinien, au lieu de se fusionner, s'est dissout dans le plasma nucléaire.

FIG. **352** et **353**. Cellules spermatiques dans lesquelles l'élément nucléinien, lors de sa rétraction, ne s'est détaché de la membrane nucléaire qu'en avant ; ce qui a causé la production d'une vacuole antérieure, au lieu de l'espace circulaire de la fig. **342**.

FIG. **354**. Autre variation dans la rétraction de la nucléine.

FIG. **355**. Spermatozoïde approchant de la maturité ; sa tête dérive d'un noyau où l'élément nucléinien s'était dissout dans le caryoplasma.

FIG. **356**. Spermatozoïde à peu près achevé. Sa tête dérive d'un noyau où la nucléine s'était fusionnée et rétractée ; on n'y voit plus d'espace vacuolaire.

ERRATA.

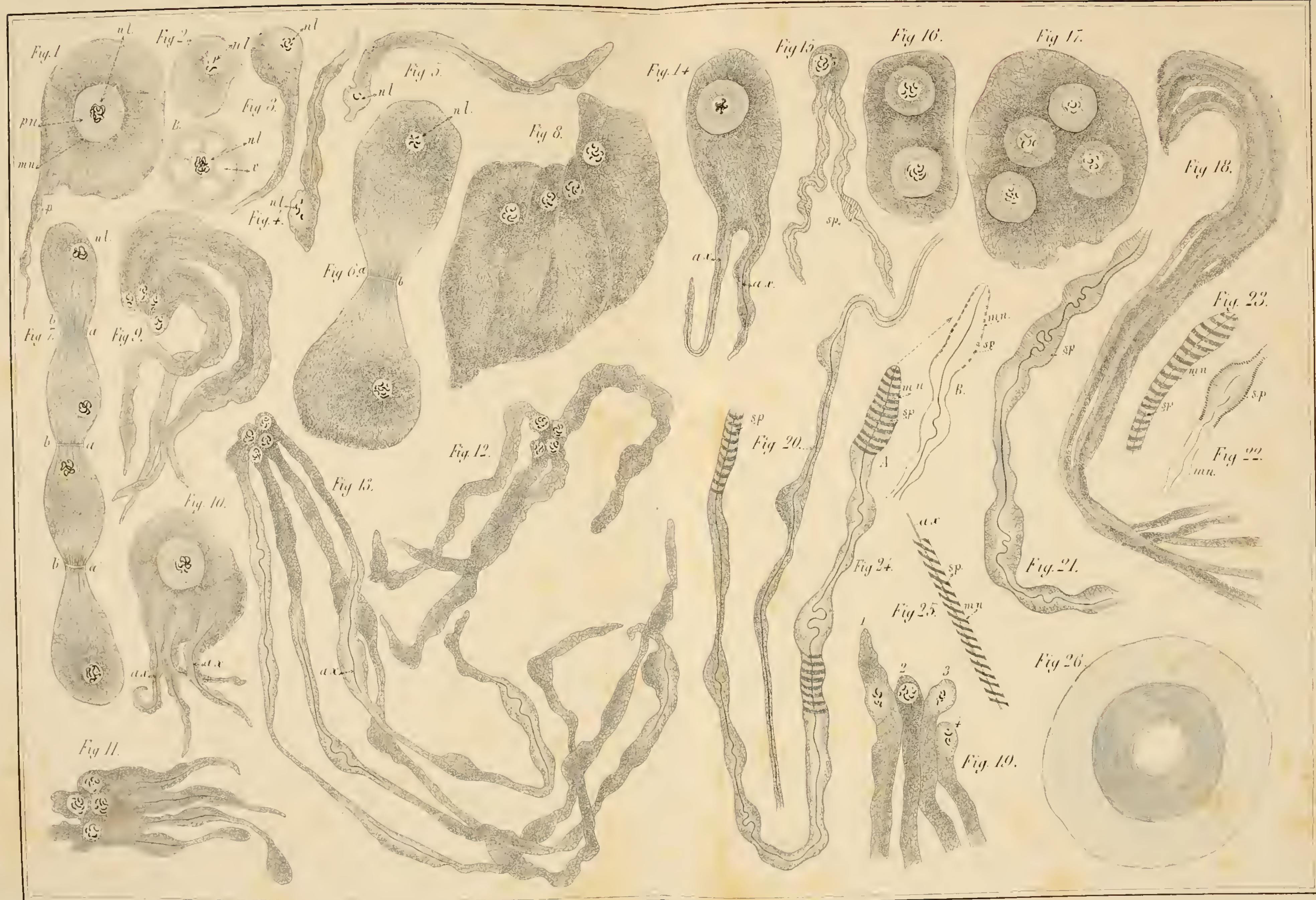
Page 85, ligne 2 : Au lieu de : FIG. **80** à **104**, lire : FIG. **85** à **102**.

Page 91, ligne 34 : Au lieu de : FIG. **112**, lire : FIG. **122**.

Page 124, ligne 16 : Au lieu de : FIG. **223**, lire : FIG. **225**.

Planche I.

Myriapodes, Chilopodes.



Gustave Gilson ad nat del.

Alex Joos, sc.

Lith Ch Dumont, à Louvain

Planche II.

Lépidoptères.



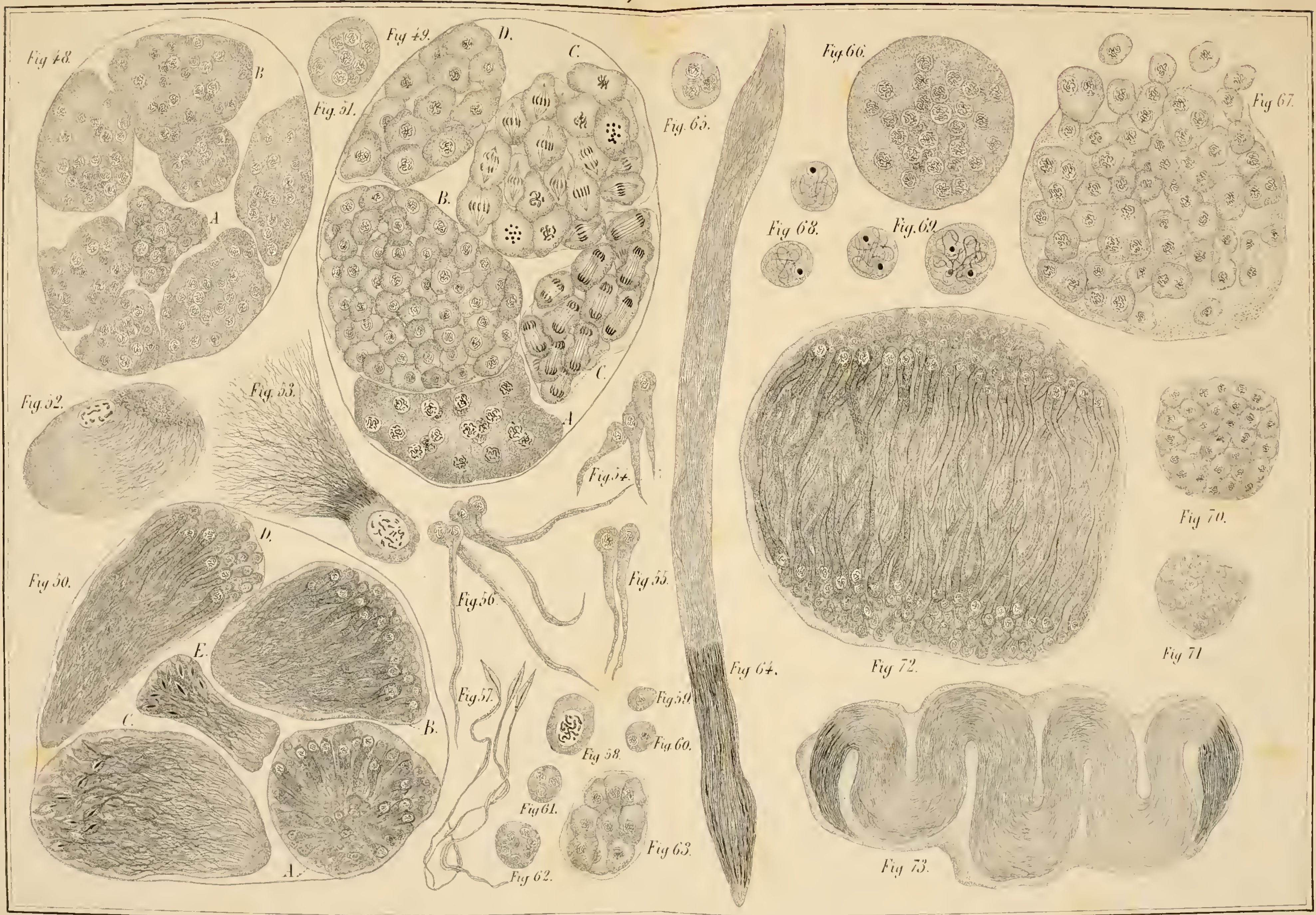
Gustave Gilson ad nat del.

Alex Joos sc

Lith Ch Dumont a Louvain.

Planche III.

Coléoptères.



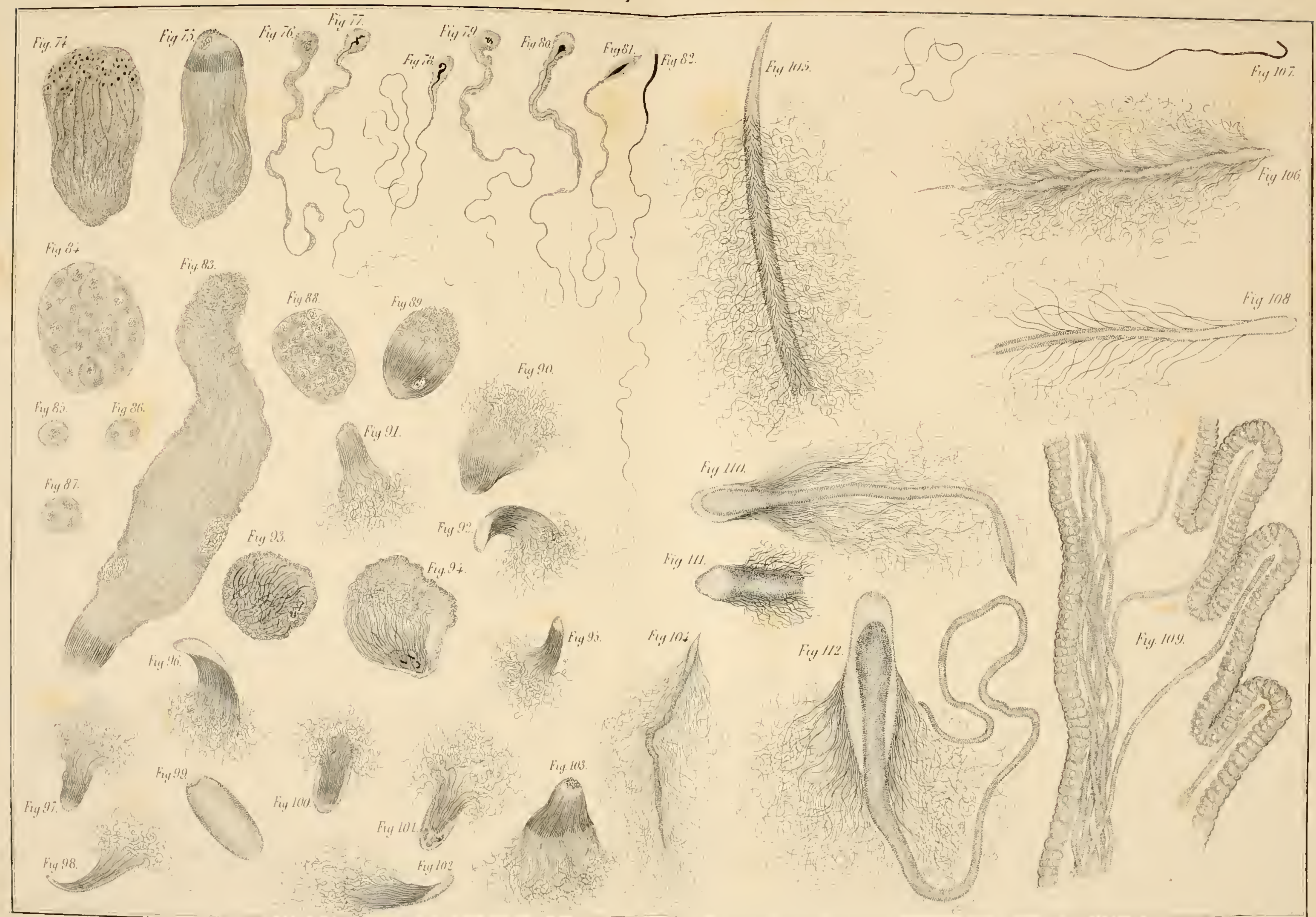
Gustave Gilson ad nat del

Alex. Joos sc.

Lith Ch Dumont à Louvain.

Planche IV.

Coléoptères.



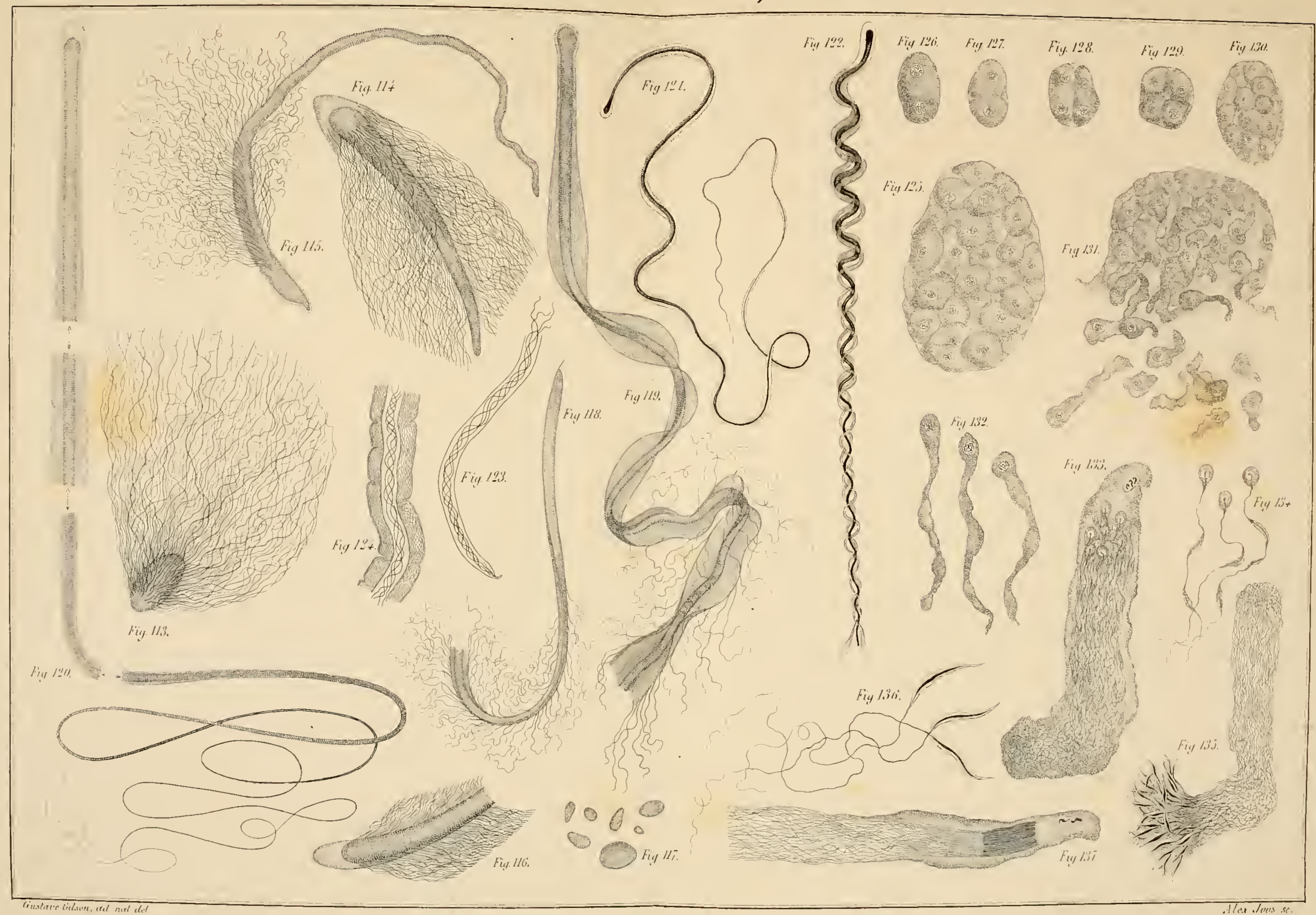
Gustave Gilson ad nat del

Alex Joos sc

Lith Ch. Dumont à Louvain

Planche V.

Coléoptères — Diptères.



Gustave Gilson, ad nat del. Alex Joos sc.

Lith. Ch. Dumont, à Louvain

Planche VI. Orthoptères. — Névroptères. — Hémiptères. — Hyménoptères.



G. Gilson et A. Meunier ad nat. del.

A. Joos. sc.

Lith. Ch. Dumont Louvain

Planche VII

Orthoptères. — Arachnides.



G. Gilson et A. Meunier ad nat. del.

A. Joos. sc.

Lith. Ch. Dumont à Louvain

Planche. VIII.

Crustacés, Edriophthalmes.



G. Gilson et A. Meunier ad nat. del.

A. Joos. sc.

Lith. Ch. Dumont à Louvain

II

LA CYTODIÉRÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

PAR

J. B. CARNOY

PROFESSEUR DE CYTOLOGIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(Mémoire *déposé le* 1 *avril* 1885.)

LA CYTODIÉRÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

Le groupe des arthropodes est fort remarquable au point de vue cytologique.

« Des cellules immenses, d'une beauté ravissante et d'une incomparable perfection, jeunes et sans enclaves; des noyaux gigantesques, parfois visibles à l'œil nu, d'une constitution sans rivale; des membranes cellulaires qui ne le cèdent en rien aux membranes végétales, et tout cela dans presque tous les genres de cellules : en voilà plus qu'il n'en faut déjà pour fixer l'attention du cytologiste et exciter son admiration........ Les arthropodes suffisent à eux-seuls pour écrire l'anatomie cellulaire (1). »

Néanmoins cette mine inépuisable a été peu explorée jusqu'ici (2).

Il est surtout un point de l'histoire cellulaire des articulés qui a été laissé dans l'ombre par les savants : nous voulons parler de la *cytodiérèse*.

Ce phénomène biologique important a été l'objet des travaux récents d'un grand nombre d'observateurs. Les groupes les plus divers d'animaux et de végétaux, parmi lesquels figurent en première ligne les batraciens et les monocotylés, ont été soumis à une exploration minutieuse et soigneusement contrôlée; mais l'immense embranchement des arthropodes n'a pas été fouillé comme il le mérite, car personne jusqu'ici n'a fait une étude générale et comparative des phénomènes de la cytodiérèse de ces animaux. A part en effet quelques recherches particulières, ou quelques indications sommaires qui seront mentionnées tout-à-l'heure, la littérature scientifique ne possède rien sur cette question intéressante.

C'est pour combler cette lacune que nous avons entrepris, il y a trois ans, plusieurs séries de recherches sur la division cellulaire dans les diverses classes des articulés. Nous publions aujourd'hui les principaux résultats auxquels cette étude pénible et laborieuse nous a conduit. Le lecteur verra sans peine que nous sommes loin d'avoir épuisé un si vaste sujet.

(1) J. B. Carnoy. *La Biologie cellulaire*, 1r fasc. Lierre, Van In, mai 1884, p. 99.

(2) Leydig a étudié au point de vue cellulaire divers tissus des arthropodes dans son *Histologie*, et spécialement dans sa dernière publication : *Untersuch. z. Anat. und Hist. d. Thiere*, 1883.

DIVISION DE CE TRAVAIL.

Parmi les nombreuses conclusions qui se dégagent tous les jours davantage des travaux modernes sur la cytodiérèse des deux règnes, il en est une qui peut se formuler de la manière suivante : la division cellulaire, envisagée d'une manière très générale, peut se pratiquer suivant deux procédés, par voie *directe* et par voie *indirecte*.

Cette distinction, due à FLEMMING, repose principalement sur la nature des phénomènes qui se passent au sein du noyau pendant la division. Dans le premier mode, le plus élémentaire, le noyau se partage à l'aide d'un simple étranglement; dans le second il devient le siège d'une série de mouvements singuliers et fort compliqués que l'on a coutume de résumer, depuis SCHLEICHER(1), sous le nom de *caryocinèse*, et qui y déterminent l'apparition successive de diverses images ou *figures caryocinétiques*.

Malgré les rapports intimes qui existent entre ces deux modes, comme le lecteur pourra le voir à la fin de ce mémoire, nous avons jugé utile de maintenir provisoirement leur distinction pour faciliter l'exposition des faits.

Après avoir exquissé sommairement la constitution des cellules des arthropodes à l'état quiescent, nous parlerons dans une *Première Partie* de leur *division directe*, et dans une *Seconde Partie* de leur *division indirecte*. En terminant, nous tirerons quelques conclusions basées sur l'étude des faits. Nous insisterons spécialement sur deux points :

a) La ressemblance frappante de certaines figures caryocinétiques des arthropodes avec celles des infusoires et des protistes en général;

b) Les analogies et les différences qui existent entre les deux modes de division : la division directe ou *acinétique* et la division indirecte ou *cinétique*.

(1) W. SCHLEICHER, dans son travail sur la division des cellules cartilagineuses; Archiv f. mik. Anat., tome XVI, p. 248, 1879. Ce mot remplace avantageusement celui de *caryolyse*, créé par AUERBACH en 1874 (*Organologische Studien*), et qui implique une idée fausse, celle de la dissolution et de la disparition totale du noyau pendant la division.

INTRODUCTION

I. CONSTITUTION DE LA CELLULE DES ARTHROPODES A L'ÉTAT QUIESCENT.

Pour initier le lecteur à l'interprétation des phénomènes qui se déroulent pendant la cytodiérèse, les auteurs sont amenés forcément à parler de la cellule et du noyau à l'état quiescent, car cette interprétation doit découler naturellement de la constitution présumée de l'élément organique. Nous avons exposé nos vues à ce sujet dans un ouvrage récent, assez répandu pour pour que nous puissions nous contenter de consigner ici les données indispensables à l'intelligence de ce mémoire (1).

Les divers éléments de la cellule : la *membrane*, le *protoplasme* et le *noyau*, sont doués de structure, c'est-à-dire formés de parties distinctes et réunis ou agencés d'une façon déterminée.

1° *Le protoplasme est structuré.*

On y rencontre en effet un *reticulum* fibrillaire dont les mailles sont occupées par un *enchylème* granuleux (2). Cette structure se révèle avec un cachet particulier d'évidence chez les arthropodes. Nous figurons ici Pl. I, fig. **3**, **7**, **8** et **9**; Pl. II, fig. **51** et **52**; Pl. III, fig. **82** et **83**; Pl. VI et VIII de nombreux exemples de cette constitution fondamentale. On a souvent agité la question de savoir si la structure fibrillaire dont nous parlons, structure remarquée çà et là depuis Remak (3), était due à la présence de fibrilles séparées, irrégulièrement distribuées dans le protoplasme, ou bien à la présence d'un réseau véritable. Flemming n'ose se prononcer dans le débat (4). L'étude attentive des arthropodes ne laisse aucun doute dans l'esprit de l'observateur. Nous avons rendu aussi exactement que possible le *reticulum vivant* des cellules malpighiennes de l'*Aphrophora spumaria* dans la fig. **7**, Pl. I; il ne peut y être question de fibrilles séparées. On voit nettement que toutes les trabécules se tiennent aux angles des mailles, surtout en imprimant divers mouvements au tube du microscope à l'aide

(1) La *Biologie cellulaire*. L'édition en est presque épuisée.

(2) Nous nous sommes servi pour la première fois de ces expressions dans le *Prospectus de la Biologie*, édité en avril 1883.

(3) Remak. *Neurolog, Erlauterungen*, Taf. XII, fig. 9, p. 469; Müller's Archiv, 1844.

(4) Flemming. *Zellsubs., Kern und Zelltheil.;* Ch. II, p. 58 et suiv., où il résume et discute les opinions des auteurs.

de la vis micrométrique. Les cellules intestinales et testiculaires des cloportes Pl. I, fig. **2** et **3** (1), des ligies; celles des panorpes Pl. III, fig. **82-85**, des lithobies et des pagures Pl. VI, des scolopendres Pl. VIII, sont aussi remarquables par la puissance et la régularité de leur *reticulum*.

Nous avons déjà fait remarquer ailleurs (2) un détail qui intéresse plus spécialement le sujet que nous allons traiter : au moment de la division le *reticulum* s'accentue davantage au sein du protoplasme, et les asters des figures caryocinétiques n'en sont qu'une simple dépendance Pl. III, fig. **83** à **85**; Pl. VI, fig. **228** à **231**, **238** à **241** et Pl. VIII.

Ce réseau est formé de substances protéiques plus résistantes que les albuminoïdes ordinaires, et appartenant au groupe de la plastine ou de l'élastine (3). Nous considérons le réseau plastinien comme le siège des mouvements physiques de la cellule, et l'enchylème comme le milieu plus spécialement approprié aux réactions chimiques (4). Plusieurs faits démontrent en effet que c'est l'élément plastinien de la cellule qui est doué d'irritabilité et de contractilité et qui, par conséquent, préside aux mouvements : tels sont les phénomènes de motilité présentés par le *reticulum* musculaire, les cils, la queue des spermatozoïdes, etc., qui ne sont que des dépendances ou des modifications légères du *reticulum* ordinaire (5), et qui sont formées comme lui de plastine ou d'élastine (6).

2° *La membrane est également structurée.*

La masse protoplasmatique est limitée à l'extérieur par une couche membraneuse, l'utricule primordiale de H. von Mohl. Cette couche dérive du protoplasme par une simple différentiation; elle se rattache conséquemment d'une manière insensible aux trabécules de ce dernier, et elle est douée comme lui d'une structure réticulée, structure qui est apparente sur un très grand nombre d'enveloppes cellulaires (7). La membrane primitive est close de toutes parts; elle ne porte donc ni pores ni ponctuations véritables (8).

(1) *Biologie cellulaire*, p. 196, fig. 41.

(2) Ibid., p. 192, fig. 36.

(3) Ibid., p. 196.

(4) Ibid., p. 196.

(5) Ibid., p. 192, fig. 38. — Gilson, plus haut p. 51, Pl. I, fig. 10 à 13..

(6) Zacharias. Bot. Zeit., 1881.

(7) *Biologie cellulaire*, p. 190 et 199; fig. 34, 45 et suiv.

(8) Aussi est-ce mal à propos, selon nous, que Strasburger (*Die Contr. d. indir. Kernth.;* Archiv f. mik. Anat., 1884, p. 248), et Leydig (*Untersuch. z. Anat. u. Hist. d. Thiere*, 1883, p. 75) se servent des mots *poros* et *durchlochert* au sujet de cette membrane. Ces expressions sont impropres, à moins qu'on ne veuille désigner par *pores* les mailles du reticulum constitutionnel de la membrane; mais alors ce mot aurait un tout autre sens que celui qu'on lui donne en botanique. D'ailleurs les mailles ne nous paraissent pas ouvertes, mais fermées soit par l'épaississement des fils du *reticulum*, soit par la solidification de l'enchylème.

La structure réticulée de la membrane primordiale, d'abord si délicate, se maintient souvent pendant sa transformation en membrane distincte et présentant un double contour. Ce fait se remarque facilement sur un grand nombre de cellules épithéliales chez les arthropodes(1). On le constate également sur certaines cellules testiculaires, celles des panorpes, par exemple, PL. III, FIG. 82. La membrane, mise à découvert aux deux pôles par le retrait accidentel du protoplasme, s'y montre finement réticulée, et émaillée de granules brillants, situés aux points de jonction des trabécules; comme cela se voit fréquemment sur la cuticule des infusoires et beaucoup d'autres membranes cellulaires.

Il n'est pas rare du reste que la membrane primitive s'épaississe par l'adjonction constante de nouvelles couches de mailles internes. Ces couches se différentient successivement en prenant parfois des caractères particuliers(2) qui les font distinguer sous la forme de lamelles concentriques. Tantôt ces lamelles s'isolent les unes des autres en perdant leurs adhérences originelles; tantôt elles demeurent unies par leurs trabécules radiales. Malgré son épaisseur, l'ensemble parfois considérable qu'elle constituent peut rester en liaison avec le protoplasme sous-jacent, tout aussi bien que la plus mince des membranes réputées à simple contour(3). Toutes ces particularités se rencontrent communément chez les arthropodes.

Mais nous ne devons nous occuper spécialement que des cellules testiculaires dont il sera surtout question dans ce mémoire.

Ces cellules possèdent une membrane à double contour. Déjà visible sur certaines cellules vivantes et au repos, comme chez les panorpes et les lithobies PL. III, FIG. 82-86 et PL. VI, elle le devient surtout pendant la cytodiérèse, car alors elle se dégage à certaines endroits du protoplasme intérieur. Nous avons remarqué en effet qu'il se fait à ce moment dans les cellules une irruption d'eau qui s'y accumule sous la forme de vacuoles, souvent volumineuses, et refoule la masse plasmatique vers les deux pôles. La portion intermédiaire présente alors çà et là de grands espaces vides de protoplasme, ou s'en montre même tout à fait dépourvue. Ce phénomène

(1) Nous l'avons représenté sur les cellules intestinales du cloporte. *Biolog. cellul.* p. 190, fig. 33.

(2) Par exemple, un *reticulum* tout-à-fait différent d'une couche à l'autre; voir *Biologie*, p. 191, fig. 34.

(3) La fig. 45 de notre *Biologie*, qui représente une cuticule épaisse de libellule, établit ce fait. On y voit non seulement que toutes les couches se tiennent, mais qu'elles font corps commun avec le protoplasme de l'épithélium sous-jacent. Les faits de ce genre, et ils sont nombreux, prouvent à l'évidence que s'il fallait, comme le prétendent beaucoup d'auteurs, réserver le nom de membrane pour *les couches distinctes et indépendantes du protoplasme*, on arriverait à cette conséquence absurde qu'on ne peut plus même l'appliquer aux coques les plus solides, telle que la cuticule ou le squelette externe des arthropodes, etc. Ce mot deviendrait d'ailleurs sans signification, puisque primitivement toutes les membranes ordinaires tiennent au protoplasme dont elles dérivent (*Biologie*, p. 200).

est général chez les arthropodes. Les contours de la membrane, ainsi mise à nu, se dessinent alors avec une netteté remarquable, Pl. II, fig. **33** et **45**; Pl. III, fig. **74**, **75**, **86**, **109** et **112**; Pl. IV, fig. **123**, **148**, **150** et **154**, et Pl. V, fig. **176**, **184**, **194** et **196**, pour ne citer que les exemples les plus frappants. Rien de plus aisé que la constatation de l'existence de cette enveloppe distincte sur les cellules vivantes, au moment où le scalpel les fait sortir du tube testiculaire avec le liquide qui leur sert de milieu naturel. Le doute n'est donc pas possible, et les objections que l'on pourrait formuler concernant son apparition sous l'influence des réactifs sont écartées.

Ces faits nous ont paru d'autant plus intéressants que, depuis M. Schultze, on s'est plu à nier jusqu'à la possibilité de l'existence d'une pareille membrane dans les cellules douées de mouvements amiboïdiens. Or, on le sait depuis longtemps(1), les cellules testiculaires présentent ces mouvements à un haut degré. On les remarque sans peine chez tous les arthropodes, surtout dans un sérum artificiel, car ils sont alors beaucoup plus actifs. Nous reviendrons plus tard sur ce sujet. Pour le moment nous devons nous contenter de mentionner ce fait que des cellules à membranes solides et épaisses, comme celles des panorpes et des myriapodes, sont animées de mouvements amboïdes dont l'étendue et la vivacité étonnent l'observateur. Ainsi tombe l'argument favori, tant de fois invoqué, des adversaires de l'existence d'une membrane solide et distincte dans les cellules animales jeunes et actives. Il faudra en revenir sur ce point, à part quelques modifications, aux idées de Mohl et de Reichert (2). La membrane existe donc, sa présence n'est que voilée par les granules du protoplasme, blottis sur sa face interne. Inutile d'ajouter que l'emploi des réactifs appropriés l'accentuent davantage (3).

L'enveloppe vivante que nous venons de signaler n'est pas rigide; elle est au contraire douée d'extensibilité et d'élasticité. La présence des mouvements amiboïdiens suffirait déjà pour prouver cette assertion, mais on peut en obtenir la preuve directe en dissociant sous le microscope un tissu dont les cellules se tiennent, par exemple un lobule graisseux. Les cellules se laissent étirer outre mesure sous l'action des aiguilles,

(1) De la Valette St-George, Archiv f. mik. Anat. 1865, p. 68, Pl. III, n'a observé les mouvements amboïdiens que dans un seul arthropode, l'*Asellus aquaticus*, fig. 9.

(2) Reichert, Müller's Archiv, 1841, p. 523, à propos de la segmentation de l'œuf des batraciens, et dans plusieurs autres publications.

(3) Il y a longtemps que nous montrons à notre laboratoire la membrane des amibes en expansion, en les traitant par l'alcool ou un réactif coagulant qui ramène le protoplasme au centre de la cellule. La membrane, maintenue en place, se voit alors sous la forme d'une cuticule assez épaisse et à double contour, dont les prolongements épineux entouraient les pseudopodes.

mais au moment où la traction cesse, elles reviennent subitement à leur position et à leur forme premières. Pour les maintenir séparées, il est nécessaire d'opérer à sec sur la lame de verre, afin que leur adhésion à cette dernière neutralise l'élasticité des membranes cellulaires; au sein d'un liquide une pareille dissociation est impossible sans léser les éléments.

Les propriétés physiques de la membrane animale découlent en grande partie de sa constitution chimique. On sait depuis MOHL et REICHERT (l. c.) que cette membrane offre une grande résistance aux réactifs les plus énergiques, les bases et les acides concentrés. Elle se maintient pendant la macération, la digestion artificielle; elle résiste à l'action des dissolvants des albuminoïdes ordinaires. DONDERS avait donc raison de proclamer, déjà en 1851 (1), que les membranes de toutes les cellules animales sont originairement formées de substance élastique ou d'élastine (2). A notre avis, il n'est point douteux qu'il en soit ainsi chez les arthropodes.

3° *Le noyau lui-même est structuré* (3).

Nous croyons pouvoir résumer les données que nous possédons sur le noyau, à l'état de repos, dans les termes suivants : *Le noyau est une manière de cellule logeant un petit boyau ou filament tortillé de nucléine*,

(1) DONDERS ; Ned. Lancet, 3e série, 1re année 1851-52, p. 1 à 24 et p. 65 à 90. — Aussi dans Zeitsch., f. wiss. Zoologie. — (Voir surtout 3e conclusion.) DONDERS appelle la substance constitutive des membranes, *cellulose animale*; ce n'est que plus tard qu'on lui a donné le nom d'élastine ou de substance élastique.

(2) L'élastine appartient à ce groupe de substances que nous désignerons souvent sous le nom de *substances protéiques réfractaires*, pour les distinguer des albuminoïdes typiques : vitelline, myosine, albumine etc. Ces corps sont, à n'en pouvoir douter, des dérivés plus ou moins immédiats des albuminoïdes véritables. A ne considérer que les arthropodes — et même à parler d'une manière générale — on peut les classer en trois groupes, suivant leur degré de résistance vis-à-vis des réactifs : *a)* les *plastines*; *b)* les *élastines* qui comprennent la kératine (identique, à part un mélange de soufre, avec l'élastine, d'après HOPPE-SEYLER, *Physiol. Chemie*), la névrokératine de KÜHNE et EWALD (*Ueber ein. neu. Bestandtheil d. Nervensyst.*; Verhandl. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg, 1876, tome 1, p. 457); *c)* la *chitine*. Il importe peu au cytologiste de savoir si ces corps représentent autant d'espèces chimiques — du reste les chimistes eux-mêmes l'ignorent, — ou s'ils ne sont que des mélanges. Il est probable que ce ne sont que des mélanges de substances analogues. Nous ne voudrions même pas affirmer que les plastines diffèrent chimiquement des élastines. On peut très bien admettre que la moindre résistance des éléments qui en sont formés : réticulum plasmatique, membranes très jeunes, etc., provient de ce qu'ils ne renferment que très peu d'élastine. Le fait est que dans les cellules qui ont vieilli les propriétés du réticulum ressemblent beaucoup plus à celles de l'élastine. La même particularité se présente pour la membrane cellulaire. Les choses se passent comme si l'élastine y augmentait avec l'âge aux dépens des albuminoïdes qui y seraient encore contenus à l'origine. Dans bien des cas, chez les arthropodes, les composés des deux premiers groupes se transforment en chitine, la plus solide et la plus difficilement attaquable de toutes les substances qui entrent dans la composition de leurs membranes. En résumé, plus ils s'éloignent de leur souche primitive, plus ces dérivés deviennent réfractaires.

(3) Toutes les questions qui concernent la constitution du noyau ont été traitées dans notre « *Biologie* », avec de nombreuses figures à l'appui de nos assertions, tirées surtout du groupe des arthropodes. C'est pour cette partie spécialement que nous renvoyons le lecteur à notre ouvrage, p. 211 à 258.

« jouissant d'une certaine autonomie, mais ne pouvant vivre qu'à l'intérieur « du protoplasme, et doué en outre d'une structure particulière. On peut « en effet y distinguer trois parties également organisées : une *membrane*, « une *portion protoplasmatique* et un *élément nucléinien* (1) »

A. *Élément nucléinien.*

La forme typique qu'affecte cet élément, surtout chez les arthropodes, est celle d'un boyau ou d'un filament continu et pelotonné (2) dont les circonvolutions, plus ou moins nombreuses, sont répandues dans tout le noyau (3). Toujours libres au début, ces anses se soudent peut-être ultérieurement, dans certains cas et pour un temps, aux endroits où elles se croisent, avec ou sans épaississement marqué. Tantôt les circonvolutions sont jetées les unes sur les autres, sans ordre apparent Pl. V, fig. **196** et **197**; tantôt au contraire elles courent parrallèlement en venant se croiser aux deux pôles opposés du noyaux. Cette distribution régulière est particulièrement remarquable dans les cellules testiculaires des arachnides Pl. V, fig. **165**,*a* et **166**; elle se marque aussi parfois chez d'autres arthropodes, chez les vers etc., mais avec moins de netteté.

Lorsque de semblables noyaux sont vus par un pôle leur aspect change totalement. On aperçoit alors le sommet des portions parallèles et leur inflexion vers l'intérieur du noyau; il arrive même assez souvent que les retours se font au centre de ce dernier, en prenant une disposition rayonnante qui est parfois d'une grande régularité Pl. V, fig. **165**b, **198**a, En abaissant le tube du microscope, pour mettre au point leur plan équatorial, leur aspect se modifie de nouveau; on ne voit plus que la section transverse des filaments parallèles, comme dans la fig. **171**, Pl. V. Dans ces

(1) *Biologie cellulaire*, pp. 202 et 211.

(2) Strasburger, qui admettait l'existence de ce boyau continu en 1883, semble plutôt partisan aujourd'hui du *reticulum* chromatique de Flemming. (*Die Controversen*, etc., p. 249) Guignard, dans une note récente (*Nouv. obs. sur la struct. et la div. du noyau cellulaire.* Bull. Soc. bot. de Lyon, 1884) maintient au contraire l'opinion qu'il avait émise, à la suite de Strasburger, un an auparavant dans les Ann. des Sc. natur., 6e Sér. Tom. XVII. 1884, p. 5.

(3) A ce propos nous devons rectifier une assertion récente de R. Hertwig. Dans son travail sur la division des noyaux de l'*Actinosphærium Eichhorni (Untersuch. z. Morph. und Phys. d. Zelle*, Heft. I, p. 27, 1884), ce savant parle accidentellement des noyaux des insectes. A ses yeux, ces noyaux seraient comparables à ceux de l'*Actinosphærium*, la nucléine y étant ramassée en un nucléole central et amorphe. Que le boyau soit pelotonné au centre du noyau, comme dans les grégarines et peut-être dans l'*Actinosphærium*, cela ne se voit que çà et la chez les insectes (voir *Biologie*, fig. 40, p. 195; voir aussi plus loin Pl. VII, fig. 287, et 289); il est bien plus rare encore d'y rencontrer la nucléine en masses amorphes (voir Pl. I, fig. 7, et Pl. III, fig. 82 de ce mémoire). Ce qui nous paraît certain, c'est que *dans tous les tissus des arthropodes les noyaux présentent normalement la forme typique que nous décrivons ici*, et cela d'une manière éclatante. Hertwig a dû examiner des préparations maltraitées par les manipulations ou par les réactifs pour émettre une pareille assertion.

diverses conditions l'élément nucléinien semble formé de granules ou de bâtonnets séparés, et telle est l'interprétation que BLANC a donnée de la constitution du noyau des phalangides (1). Mais ce ne sont là que des apparences. En examinant le noyau sous toutes ses faces, surtout par le pôle mais un peu obliquement ainsi que le montre la FIG. **198**, *b*, il est aisé de s'assurer que toutes les anses parallèles sont en continuité les unes avec les autres aux deux pôles et forment un filament unique.

A propos de la continuité du boyau, nous ferons une dernière observation. On pourrait croire, à la vue de certaines images, qu'il est fragmenté en tronçons nombreux. Les cellules testiculaires des sauterelles, des libellules, des isopodes, etc., particulièrement celle de la *Lysianassa spinicornis* et des *Idotea*, offrent de pareilles images. Ces images sont trompeuses, car un examen attentif fait découvrir un lien entre les tronçons. Il sont en effet rattachés par des portions du tube d'où la nucléine a émigré pour se porter aux endroits qui se colorent par les réactifs. Pour apercevoir ces liaisons nous avons trouvé utile de traiter les préparations par le carmin boracique ou la safranine, de façon à leur imprimer une teinte légère, et ensuite par le vert de méthyle. Le contraste des nuances fait mieux saisir la continuité dont nous parlons : l'étui vide qui est incolore se détache nettement sur un fond rosé entre les tronçons verts.

La forme et les dimensions du boyau varient beaucoup, même chez les arthropodes. Généralement très volumineux dans les glandes, il l'est moins dans les cellules testiculaires. Parfois son diamètre est uniforme, comme dans l'*Oniscus* PL. I, FIG. **1-3**; PL. V, FIG. *A*, *b*, et FIG. *B*; mais le plus souvent il varie d'un point à l'autre : le boyau devient alors irrégulier, bosselé, souvent moniliforme, PL. V, FIG. *A*, *a*, FIG. **166-172**, FIG. **196** et **197**; PL. I, FIG. **10**, etc., etc.

Le boyau est doué de structure; il est en effet formé d'un mince étui qui lui sert de paroi et d'un contenu. L'étui est de nature plastinienne, toutes ses réations le prouvent. Une chose importante à remarquer c'est qu'il se maintient pendant toutes les phases de la division. Les nombreuses expériences que nous avons faites à l'aide des dissolvants les plus variés de la nucléine ont levé tous nos doutes à cet égard, PL. II, FIG. **57** et **58**. On voit dans ces figures que tous les bâtonnets de la couronne équatoriale et des couronnes polaires étaient entourés d'un mince étui réfractaire.

A l'intérieur de ce tube se trouve la nucléine, ou chromatine des auteurs. La manière dont celle-ci s'y présente est variable. Ici elle remplit entièrement son étui; là, dans les boyaux volumineux, elle se retire

(1) BLANC : *Anat. et physiol. de l'app. sex. mâle des Phalangides;* Bull. de la Soc. vaud. 2e Série. T. XVII, Pl. V. fig. 9,c et 10,d.

contre la paroi, en laissant ouvert un canal central renfermant un plasma transparent PL. V, FIG. *A*, *b* et FIG. *B*; ailleurs elle se localise davantage sous la forme de disques superposés, régulièrement séparés par des espaces plasmatiques hyalins, disposition qui détermine l'apparition de stries transversales sur le boyau PL. V, FIG, *A*, *c*, *d*, *e*. Cette dernière particularité se voit assez rarement dans les cellules testiculaires, nous ne l'avons constatée avec certitude que sur les premières générations de cellules-mères : PL. V, FIG. **170**; PL. VI, FIG. **223** et **224**; PL. III, FIG. **89**(1).

Quelle que soit d'ailleurs la disposition de la nucléine au sein de son étui, nous ne l'y avons jamais vu affecter la forme de granules — les *microsomata* de STRASBURGER et des autres observateurs(2) — dans les objets frais et traités par le vert de méthyle. Sur de pareilles préparations on observe que la nucléine forme une masse continue, distribuée d'une manière uniforme et, alors même que le boyau est fortement bosselé, ses ventres sont généralement reliés entre eux par des traînées non interrompues de de cette substance PL. V, FIG. *A*, *a*, etc. Nous avons seulement pu constater l'existence naturelle de granules indépendants dans les disques des énormes boyaux de certaines tissus des insectes, spécialement des tubes de MALPIGHI et des glandes filières PL. V, FIG. *A*, *h*, *i* (3). Mais ces boyaux font défaut dans les cellules du testicule.

Sous l'influence des réactifs, surtout des réactifs durcissants, il arrive que ces granules apparaissent : soit par le retrait de la nucléine, soit par la contraction de l'étui plastinien qui viendrait couper la colonne ou le manteau de nucléine à des endroits régulièrement espacés. Le boyau, toujours si homogène, des noyaux testiculaires du cloporte montre souvent cette particularité au début de l'action des acides forts, avant la dissolution de la nucléine, et après le traitement par l'eau bouillante additionnée d'acide osmique, ou après l'application de la liqueur de FLEMMING, PL. V, FIG. *A*, *f*. Aussi, à part le cas signalé plus haut, nous croyons que les microsomes nucléiniens sont des produits artificiels; à moins qu'on ne veuille désigner par microsomes les disques eux-mêmes, mais cette interprétation serait contraire à la pensée de leurs partisans.

(1) Voir aussi les fig. 138 à 141. 175, 200 et 240 à 244 de GILSON.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen, etc.*, p. 248 et passim. — Pour ce qui regarde les arthropodes, voir plus loin dans l'*historique* de la caryocinèse : BALBIANI (*Stenobothrus*) et NUSSBAUM (*Asellus*). C'est en vain que nous avons recherché les granules signalés par ces observateurs ; nous n'avons vu que des boyaux bosselés et moniliformes. Nous pensons qu'ils ont pris pour des microsomes les grains ou articles de ces filaments.

(3) LEYDIG : *Untersuchungen zur Anat. und. Histol. d. Thiere*, pl. IV, fig. 43, représente un boyau de *Chironomus* avec de semblables granules; mais il ne dit pas comment il a été traité.

L'observation précédente nous paraît s'appliquer également au boyau pelotonné et aux bâtonnets des figures caryocinétiques. Les deux rangées de microsomes, signalées par PFITZNER au moment de la division longitudinale, ne sont pas formées, chez les arthropodes du moins, de granules séparés. Ceux-ci sont reliés comme dans les boyaux moniliformes, PL. V, FIG. **192** et **193**; ils ne deviennent indépendants que par l'application des réactifs durcissants, ainsi que nous l'avons constaté plusieurs fois.

Nous ferons remarquer en outre que la présence d'une bande incolore, ou du moins beaucoup plus pâle, au milieu d'un tronçon nucléinien, FIG. *A*, *b*, PL. V, n'est pas un indice certain d'une division longitudinale à son début, car cet espace hyalin se remarque à l'état statique, surtout lorsque le manteau de nucléine est mince : nous l'avons en effet observé plus d'une fois sur divers objets, en particulier sur les cellules testiculaires des cloportes, des forficules, des agrions, etc., au repos. Il est donc nécessaire de recourir à des indications plus précises pour prouver l'existence de la division longitudinale.

B. *Élément protoplasmatique.*

Le noyau possède une partie plasmatique formée, comme le cytoplasme lui-même, d'un *reticulum* plastinien et d'un *enchylema*; seulement ce dernier est généralement plus hyalin, et le *reticulum* moins apparent.

I. Cette portion plasmatique est directement visible, comme nous l'avons montré (1), sur une foule de noyaux, principalement de ceux où le boyau présente des circonvolutions lâches et peu nombreuses; ou bien se rétracte au centre du noyau (2) et se localise dans un espace restreint sous la forme de nucléole-noyau, comme dans les *Lithobius* PL. VI, FIG. **214** à **217**; ou bien enfin se résout en un certain nombre de sphérules séparées, telles que les taches de WAGNER dans les œufs et les sphérules nucléiniennes de certaines cellules ordinaires PL. III, FIG. **82**. Grâce à ces diverses circonstances en effet la partie plasmatique, dégagée de l'élément nucléinien, frappe plus vivement les regards de l'observateur (3). Pendant la division, soit directe soit indirecte du noyau, sa partie protoplasmatique se dessine

(1) *Biologie cellulaire*, p. 236 à 245.

(2) Comme cela se voit accidentellement dans certaines cellules des tissus (*Biologie*, fig. 105), et assez fréquemment dans les cellules nerveuses ganglionnaires, etc.

(3) Dans une note récente (*Ueber d. feiner. Bau d. Kerns*; Centralb. f. med. Wissenschaften, 1884, p. 546,) FERRUCIO TARTUFERI dit avoir découvert de petits fuseaux, à fils très fins, à l'intérieur du noyau au repos. Nous croyons que ces fuseaux ne sont que des portions de notre *reticulum* plasmatique, malheureusement cette communication préliminaire n'est pas accompagnée de figures.

parfois d'une manière éclatante. Nous en donnerons plus loin de nombreux exemples.

Cependant il n'en est pas toujours ainsi. Souvent on n'aperçoit, en dehors de la portion chromatique, qu'un élément hyalin et homogène : la sève nucléaire (*Kernsaft*) des auteurs (1). Mais en réalité cet élément est organisé. Il renferme un réticulum plastinien et un enchylème ; comme on peut s'en assurer par l'application des dissolvants de la nucléine, et par l'examen de certains accidents de préparation dont nous parlerons plus loin.

Ici nous rencontrons une objection. HEUSER (2), en traitant les noyaux de *Fritillaria* par la potasse diluée comme dissolvant de la nucléine, d'après la méthode de ZACHARIAS, arrive à cette conclusion que, en dehors de la sève amorphe, il n'existe à l'intérieur du noyau que l'élément nucléinien avec sa gaîne plastinienne; en effet, dit-il, celle-ci après la réaction reste *seule* comme élément figuré sous la forme d'une très mince enveloppe. STRASBURGER (3), GUIGNARD (4), etc. etc. sont au fond du même avis.

Comme nous venons de le voir, l'*étude comparée du noyau* n'est pas favorable à cette opinion. Certes, nous admettons la présence d'un étui plastinien fermé et logeant la nucléine; nous avons même cherché à établir ce fait par divers genres des preuves inconnues aux auteurs précités dans une thèse spéciale de notre *Biologie* (5). Mais si l'on veut bien jeter un coup d'œil sur les FIG. **99** (œuf de *Nephthys*), **102** (œuf de *Pelobates fuscus*), **104** (œuf de crabe), **118** (noyau de grégarine), **111** (glande salivaire de *Nepa*) et bien d'autres, on restera convaincu de l'existence d'une portion protoplasmatique figurée et indépendante du boyau nucléinien. Le moyen en effet de considérer ces larges zones et ces plages protoplasmatiques, identiques d'aspect et de constitution au cytoplasme, renfermant souvent des vacuoles ou d'autres enclaves, comme la *simple paroi* du tube ou de l'élément nucléinien blotti dans un coin du noyau? La figure que nous donnons

---

(1) Nous l'avons déjà fait observer (*Biologie*, p. 203), cette expression « *Kernsaft*, » sève du noyau, est fort incorrecte Elle doit être réservée, comme l'expression correspondante « *Zellsaft*, » pour désigner les vacuoles véritables qui se rencontrent dans le noyau aussi bien que dans le cytoplasme (l. c. p. 246). STRASBURGER (*Die Controversen, etc.*) et HEUSER (l. c. infra) assimilent, il est vrai, le noyau à une vacuole dans laquelle se trouverait plongé le réseau chromatique: mais cette assimilation ne nous paraît pas heureuse. Le plasma nucléaire, fût-il hyalin et dépourvu de réticulum, ne pourrait encore être comparé à une vacuole. Celle-ci n'est qu'une *enclave aqueuse*; tandis que le premier est dense, visqueux, gorgé d'albuminoïdes et présentant, à l'inverse des vacuoles, toutes les réactions de ces dernières substances et de la plastine, ayant en un mot tous les caractères du *protoplasme* lui-même. Il constitue une partie essentielle du noyau, et non une enclave.

(2) HEUSER : *Beobachtungen über Zellkerntheilung*; Bot. Centralb., 1884, Tom. XVII, nrs 1 et sqq., p. 125.

(3) STRASBURGER : l. c., p. 248.

(4) GUIGNARD : *Rech. s. la struct. et la div. d. noy. cell.*; Ann. des Sc. nat., 6e sér., 1884, p. 6 à 8.

(5) *Biologie*, p. 230.

Pl. III, fig. 82 du noyau des cellules testiculaires de la panorpe et celle que nous donnons Pl. VII, fig. 289, x, ne sont pas moins démonstratives. *Il en est de même en général de tous les noyaux, et ils sont nombreux, où les éléments plasmatique et nucléinien sont séparés*, c'est-à-dire des noyaux qui possèdent soit des nucléoles nucléiniens, soit des nucléoles-noyaux.

En appliquant les idées de Heuser aux noyaux munis d'un nucléole nucléinien, on pourrait peut-être insister, et dire : la portion plasmatique de ces noyaux dérive du boyau continu primitif; la nucléine, en se ramassant en sphérules amorphes, laisse tout son étui derrière elle sous la forme de trabécules ou de granules, à l'exception des portions qui se renflent pour recevoir la nucléine et lui servir de paroi.

Nous ferons à ce sujet plusieurs remarques. Il y a longtemps que nous nous sommes posé à nous-même l'objection que nous venons de formuler, et nous avons fait un grand nombre d'observations pour la résoudre. Ces observations présentent de sérieuses difficultés : en général le boyau est peu volumineux, la paroi de son étui est d'une excessive minceur et d'une grande altérabilité, enfin le plus souvent il est impossible de décider si l'on a devant soi une gaîne ou des mailles serrées et délicates du réticulum plasmatique.

Voici, en résumé, les résultats que nous avons obtenus.

Nous croyons que le mode de formation des nucléoles nucléiniens dont parle l'objection, est réalisé au sein du noyau de certains œufs, par exemple dans les œufs de crabe (1), et dans les cellules testiculaires des panorpes Pl. III, fig. 82. Car, au début du phénomène, on peut suivre encore les contours du boyau vidé entre les colonnes de nucléine, dont la séparation ferait croire tout d'abord que le tube s'est scindé en tronçons plus ou moins nombreux (2). On s'explique d'ailleurs très bien par ce procédé comment les nucléoles multiples qu'on aperçoit parfois dans les œufs jeunes (3) finissent par se réunir en cheminant à l'intérieur de l'étui pour former un petit nombre de nucléoles.

Cependant ce mode de formation est loin de se présenter comme un fait général. On rencontre en effet des nucléoles qui, au lieu d'être formés de nucléine amorphe, sont constitués par un filament pelotonné, le filament primitif qui s'est ramassé au centre du noyau.

Plus on perfectionne les méthodes d'observation, plus le nombre des nucléoles amorphes se restreint. C'est ainsi que dans bien des œufs, surtout dans ceux qui n'ont qu'une tache de Wagner, on trouve un boyau tortillé,

(1) *Biologie cellulaire*, p. 224, fig. 81 et 82.

(2) Voir plus haut, p. 199, ce que nous avons dit de la fragmentation apparente du boyau.

(3) Dans l'œuf du brochet, par exemple : fig. 80, p. 223 de la *Biologie*.

à peu près comme dans les cellules testiculaires des chilopodes Pl. VI, fig. 216, etc. Nous avons constaté ce fait sur plusieurs œufs de cœlentérés(1), sur les œufs d'un lernéen parasite de la baudroie, le *Chondracanthus gibbosus*, sur ceux d'un mollusque ptéropode, la *Cymbulia Peronii*, etc. Le nucléole central de beaucoup de cellules ganglionnaires est de nature nucléinienne et présente souvent la même constitution filoïde. Enfin de semblables nucléoles se rencontrent communément chez les protistes et çà et là dans les divers tissus des arthropodes, Pl. VII, fig. 289, *x*. Or dans tous ces cas on constate l'existence d'une zone périphérique, toujours riche en protoplasme réticulé. L'indépendance de cette zone vis-à-vis de l'élément nucléinien n'est point douteuse, car ce dernier s'en est retiré tout entier *avec sa gaîne;* on peut constater ce fait par l'application des dissolvants de la nucléine sur des boyaux volumineux(2), et par l'examen attentif de la formation des nucléoles.

Parmi les objets que nous avons étudiés, ce sont les œufs de la *Cymbulia Peronii* sur lesquels nous avons pu suivre le mieux toutes les étapes de cette formation. Les œufs qui approchent de la maturité possèdent un énorme noyau, rempli de caryoplasma réticulé au milieu duquel brille un nucléole volumineux. Ce nucléole est un nucléole-noyau. Sa membrane est aussi nette et aussi épaisse que celle du noyau lui-même, et les circonvolutions du filament nucléinien, quoique minces, s'y distinguent aisément. Dans les jeunes œufs le noyau est autrement constitué. Il présente tous les caractères d'un noyau ordinaire; les anses nucléiniennes, d'ailleurs très visibles, sont uniformément distribuées dans toute son étendue. Mais bientôt les anses se portent dans la partie centrale et s'y accumulent successivement en abandonnant la périphérie, jusqu'à ce qu'elles y soient toutes réunies en une pelotte qui s'entoure sans tarder d'une épaisse membranule. Au fur et à mesure que le retrait des anses s'effectue le caryoplasma, plus ou moins caché jusque là, se dégage entièrement. Il est dense et granuleux. La zone qu'il occupe est assez étendue, mais elle est loin d'avoir les dimensions de la maturité, car le noyau ne possède alors que la moitié de son volume définitif.

Le phénomène que nous venons de décrire s'exécute avec une certaine lenteur. On peut en suivre toutes les phases, depuis le moment où l'on remarque seulement quelques boucles accumulées vers le centre jusqu'à celui où l'on ne voit plus que deux ou trois anses plongées dans le caryoplasma. En outre, pendant leurs mouvements, les anses de la pelotte deviennent

(1) Exemple : le *Pleurobrachia pileus*, fig. 98, p. 237, de la *Biologie*.

(2) Sur celui de la fig. 105 de la *Biologie*, par exemple.

de plus en plus courtes et plus serrées, mais elles ne paraissent pas gagner en épaisseur; en comparant leur diamètre dans les nucléoles-noyaux avec celui qu'elles possèdent dans les noyaux jeunes nous n'avons pu saisir de différence notable. En résumé, pendant la formation du nucléole tout se passe comme si le boyau abandonnait seulement une portion du milieu où il était plongé, le caryoplasma, et qui serait devenu trop vaste pour lui.

Il faut se rappeler d'ailleurs que l'étui plastinien est toujours d'une minceur telle qu'on a peine à le voir sur les boyaux les plus volumineux, même sur les boyaux striés des insectes. Il semble absurde d'admettre que les portions abandonnées par la nucléine puissent fournir à elles seules la quantité si considérable de caryoplasma qu'on trouve dans les œufs, dans les cellules testiculaires des panorpes Pl. III, fig. 82, etc., etc. Notons encore que la transformation du boyau en nucléole se fait généralement de bonne heure, quand le noyau est peu volumineux et doit s'accroître encore pendant longtemps, ainsi que nous l'avons dit en parlant de la *Cymbulia*. Or, la quantité de caryoplasma qui s'élabore durant cette seconde période est souvent si considérable qu'elle masque et rend insignifiante la portion primitive. Oserait-on prétendre que ce nouveau plasma dérive aussi de l'étui plastinien?

Mais il y a plus, dans certains noyaux aucun lien génétique ne peut exister entre l'élément plasmatique et l'élément nucléinien.

Le noyau des *Lithobius* est particulièrement démonstratif à cet égard. Car à aucune période de son existence, le filament nucléinien, emprisonné de bonne heure dans le nucléole-noyau, comme nous le verrons bientôt, n'a été en contact avec la grande sphère protoplasmatique extérieure; celle-ci a donc toujours eu une existence indépendante du boyau et par conséquent n'a pu en dériver, Pl. VI, fig. 210 à 217.

L'étude attentive de la formation des noyaux dans les autres groupes à la fin de la caryocinèse prouve également notre thèse, car durant ce phénomène il se joint aux bâtonnets une nouvelle portion protoplasmatique : on peut le voir particulièrement sur les fig. 32, 88 et 185. L'élément nucléinien ayant conservé, ainsi que nous l'avons démontré plus haut, son étui propre pendant toutes les phases de la division, il est évident que cette portion est indépendante du boyau dès son origine.

II. Dans les pages précédentes, nous avons envisagé principalement les noyaux dont les deux éléments se voient directement, ou se distinguent sans grande difficulté. Malheureusement il en existe une foule d'autres qui se présentent dans des conditions beaucoup moins favorables à l'observation : ce sont ceux dont les circonvolutions nombreuses se serrent et se tassent au point de les rendre impénétrables. Pour en dévoiler la constitution il faut

utiliser certains accidents de préparation qui dégagent leurs éléments. Ainsi en pratiquant des coupes sur les tissus végétaux frais, spécialement sur les jeunes endospermes des monotylés, ou en dissociant dans une goutte de vert de méthyle les divers organes des insectes, le rasoir ou l'aiguille emporte le boyau avec son étui propre; on peut s'en assurer à l'aide des dissolvants de la nucléine. Alors, pourvu que le noyau ait été respecté dans sa forme, on y distingue un réticulum plus ou moins accentué et renfermant dans ses mailles un enchylème hyalin, parfois parsemés de granules. Nous avons souvent remarqué dans les divers groupes d'arthropodes de pareils noyaux remplis de protoplasmes granuleux (1). Il n'est pas rare non plus de rencontrer, dans les préparations, des noyaux qui ont été accidentellement extraits des cellules et actionnés par l'aiguille. Là où l'on n'avait d'abord remarqué qu'une sève amorphe en dehors du noyau nucléinien, on découvre maintenant un fuseau de filaments rappelant celui de la caryocinèse, et dérivant sans nul doute du stroma plastinien étiré. Pl. V, fig. *C* et *D*. Nous avons d'ailleurs pu constater par l'application de l'acide chlorhydrique concentré que le boyau, reporté vers l'une des extrémites du noyau, possédait son étui habituel.

De ces faits il est permis de conclure que le résidu qui se maintient dans un noyau sain, sous l'action des dissolvants de la nucléine, a une double origine : il provient à la fois du stroma plastinien et de l'étui du boyau lui-même, Pl. II, fig. **56**; Pl. V, fig. **164**.

Nous avouons volontiers qu'il est souvent assez difficile de distinguer ces deux portions, surtout après l'emploi des alcalis qui gonflent le boyau outre mesure, disloquent et brisent son étui, voire même le réticulum plasmatique (2). Ensuite lorsque les anses nucléiniennes sont serrées, tassées les unes contre les autres, leurs parois et l'élément plastinien interposé font pour ainsi dire corps commun et ne sont plus discernables par l'observation. Pour interpréter justement la constitution de ces noyaux il faut recourir à des objets plus démonstratifs.

C. La membrane.

La membrane nucléaire présente la même constitution organique et chimique que la membrane de Mohl. Comme celle-ci elle est réticulée, close et imperforée; c'est en vain en effet que nous y avons cherché les pores mentionnés par Leydig (3), Strasburger (4), Heuser (5), etc. Le réticulum de

---

(1) Voir fig. 103, p. 241 et fig. 66, p. 216 de la *Biologie*.

(2) C'est pour éviter en partie ces inconvénients que nous avons préconisé l'usage du cyanure de potassium et du carbonate potassique (*Biologie*, p. 244).

(3) Leydig : *Unterzuch. z. Anat. und Hist. d. Thiere*, fig. 32, 37, 58, 70, 73.

(4) Strasburger : *Die Controversen*, etc., p. 248.

(5) Heuser : *Beobachtungen über Zellkernth*, l. c. n° 4, p. 124.

la membrane nucléaire est apparent sur les cellules testiculaires de plusieurs arthropodes, particulièrement sur celles des *Oniscus*, des *Idotea*, des *Scolopendra* Pl. VIII, fig. **301**, des *Pagurus* Pl. VII, fig. **244**, etc., etc. Les images qu'elles fournissent sont identiques à celle qui est dessinée dans la fig. **119**, p. 234 de la *Biologie*.

D. Nucléoles.

Un mot encore sur les nucléoles dont nous devrons parler plusieurs fois dans ce travail.

Rappelons d'abord que pour faire l'étude fructueuse de ces corps il est nécessaire de recourir aux matériaux frais et au vert de méthyle d'une part, et d'autre part aux *dissolvants de la nucléine* pour contrôler les résultats obtenus (1). En suivant cette méthode on parvient à distinguer avec certitude, nous croyons l'avoir démontré dans notre *Biologie* (2), plusieurs sortes de nucléoles dans les cellules des arthropodes aussi bien que dans les cellules en général.

a) Les *nucléoles nucléiniens* : sphérules de nucléine amorphe, ou ramassée en peloton serré Pl. III, fig. **82**. Ils se colorent par le vert de méthyle et se dissolvent dans l'acide chlorhydrique concentré, etc.

b) Les *nucléoles plasmatiques :* masses albuminoïdes renfermant de la plastine Pl. I, fig. **14**, *np* et fig. **8** et **9** *np*. Ils demeurent incolores sous l'action du vert de méthyle, et ils résistent à l'action des dissolvants de la nucléine. Ces nucléoles se rencontrent assez rarement dans les cellules testiculaires des arthropodes; celles des scolopendres en possèdent un bien marqué Pl. VIII, fig. **300**, *np*.

c) Les *nucléoles mixtes*, qui sont constitués par la réunion des deux espèces précédentes en un corps unique, où chacune se maintient cependant sous une forme figurée. La fig. **10** de la Pl. I en donne un exemple remarquable sur lequel nous aurons à revenir.

---

(1) L'application des autres colorants, surtout sur des matériaux durcis, donne lieu à des indications fautives, *Biologie*, p. 242 et 248. On ne saurait assez insister sur ce point ; en voici un exemple frappant. En traitant par la safranine, le carmin, etc., même à frais, les cellules testiculaires de la *Scolopendra dalmatica*, on acquiert la conviction que leur noyau est organisé comme celui des *Lithobius*, c'est-à-dire qu'il présente un volumineux *nucléole-noyau*. Or il n'en est rien. Ce corps, *le plus intensément coloré de tout le noyau* sous l'influence de ces réactifs, est un *nucléole plasmatique* que les dissolvants de la nucléine laissent intact, et sur lequel le vert de méthyle est sans action. Dans cette espèce, le boyau nucléinien est en effet répandu, comme d'habitude, dans *tout le noyau*. Nous sommes convaincu qu'on a commis bien des erreurs du genre de celle qu'on aurait commise si facilement ici. En général, on est en droit d'attacher une médiocre importance aux travaux de ceux qui écrivent sur le noyau, sans avoir employé les réactifs chimiques appropriés, et en particulier les dissolvants de la nucléine ; car on peut arriver dans ces conditions à confondre les choses les plus distinctes, à trouver par exemple que la membrane nucléaire fait partie de la portion chromatique du noyau, ou du moins renferme de la nucléine !

(2) *Biologie*, p. 248.

d) Les *nucléoles-noyaux*, ou noyaux en miniature, renfermant par conséquent tous les éléments d'un noyau véritable : membrane, portion plasmatique et portion nucléinienne. Le type de ces nucléoles nous est offert par les *Lithobius*, Pl. I, fig. **14** *nn*, et Pl. VI sur la plupart des figures.

Les rapports des trois catégories de nucléoles *a*, *c* et *d* sont étroits. Ils renferment tous de la nucléine; ensuite les sphérules de nucléine pelotonnée et les nucléoles mixtes, celui de la fig. **10**, Pl. I par exemple, deviendraient comparables au nucléole-noyau des lithobies s'ils venaient à s'entourer d'une membrane. Ces rapports sont d'autant plus intimes que les nucléoles nucléiniens sont souvent eux-mêmes limités par une membranule, comme on peut s'en assurer en traitant les œufs (1) et les cellules testiculaires des panorpes par les dissolvants de la nucléine; en outre ils ont une tendance à s'entourer d'une auréole de caryoplasma (2). Il n'y aurait donc pas de différence radicale entre ces trois sortes de nucléoles, bien que leur constitution ne soit pas la même. Mais il n'en est plus ainsi des nucléoles de la catégorie *b*. Ceux-ci en effet n'ont aucun lien de parenté avec la nucléine, toutes leurs réactions chimiques le démontrent. Ce sont des masses plastino-albuminoïdes faisant partie intégrante de la portion plasmatique du noyau, et c'est pour rappeler leur nature et leur origine que nous les avons appelés *nucléoles plasmatiques*.

Le boyau typique de nucléine peut se résoudre en sphérules indépendantes, ou se ramasser en une pelotte localisée au centre du noyau ; de même l'élément protoplasmatique peut s'accumuler à côté des anses nucléiniennes sous la forme de masses plus ou moins nombreuses et de volume variable. La mise en jeu de ce processus se remarque principalement sur les noyaux qui, comme ceux des panorpes et des lithobies, ont une portion protoplasmatique bien fournie et séparée de la portion nucléinienne. Nous l'avons représentée dans la fig. **14** de la Pl. I. On voit dans cette figure plusieurs nucléoles plasmatiques, *np*, formés aux dépens du réticulum et des granules du caryoplasma, et nageant dans la portion hyaline de l'enchylème ainsi dégagée. Lorsque les nucléoles dont il s'agit sont nombreux ou volumineux, ils peuvent représenter à eux seuls la totalité de l'élément plastinien et figuré du caryoplasma. C'est en vain qu'on chercherait ailleurs cet élément : comme on chercherait vainement la nucléine en dehors des sphérules de la fig. **82**, Pl. III, et en dehors des taches de Wagner dans beaucoup d'œufs à leur maturité.

Mais ce mode de formation des nucléoles plasmatiques n'est pas le seul qui soit réalisé dans la nature. En effet on les voit souvent apparaitre au sein

(1) *Biologie*, fig. 104, p, 241.

(2) Comme chez la *Nephthys*, *Biologie*, p. 237, fig. 99.

du caryoplasma, demeuré intègre, sous la forme d'enclaves : véritables dépôts de matériaux, comme il s'en forme si souvent dans le cytoplasma. Il semble que les choses se passent ainsi dans divers tissus chez les arthropodes, car, lorsque leurs noyaux sont accidentellement dégagés par l'aiguille du boyau nucléinien, on retrouve souvent au milieu d'un caryoplasma bien fourni jusqu'à 5 ou 6 nucléoles assez volumineux.

Quelle que soit d'ailleurs leur origine, ces corps sont des productions plasmatiques ; ils sont en effet constitués par des albuminoïdes ordinaires, solubles dans les liquides digestifs artificiels, et un réticulum plastinien qui est plus ou moins fourni suivant les cellules ou suivant les circonstances (1). C'est pourquoi nous ne pouvons embrasser l'opinion de STRASBURGER (2), de HEUSER (3), de GUIGNARD (4), de PFITZNER (5), etc., qui les regardent comme des réserves de substance chromatique. D'après ces auteurs, ils seraient en effet destinés à être incorporés, après leur dissolution au moment de la division, par les bâtonnets eux-mêmes pour s'enrichir en nucléine. Mais alors il faut admettre que les espèces chimiques qui les composent se changent en nucléine, dont la composition est totalement différente. Nous préférons dire qu'ils concourent avec les autres éléments plasmatiques du noyau à l'élaboration du fuseau, dont les filaments constituants sont formés d'une substance, ou de diverses substances, présentant beaucoup d'analogie avec la plastine (6).

II. MÉTHODE SUIVIE DANS LES RECHERCHES ET LES OBSERVATIONS.

L'étude de la caryocinèse chez les arthropodes est laborieuse et entourée de grandes difficultés.

1° Les cellules testiculaires y sont généralement de petite dimension. Celles des panorpes, des chilopodes, etc., sont volumineuses, il est vrai; malheureusement leurs noyaux, si l'on en excepte ceux des scolopendres, sont généralement pauvres en nucléine. Le boyau qu'ils renferment est

(1) Cette constitution a été mise en lumière dans notre *Biologie*, p. 248. ZACHARIAS, dans le *Compte-rendu* qu'il a bien voulu faire de cet ouvrage dans le Bot. Zeit., 1885, dit que ses recherches confirment les nôtres.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen*, etc., passim.

(3) HEUSER : l. c., p. 126.

(4) GUIGNARD : *Nouvelles observations*, p. 8.

(5) PFITZNER : *Beiträge z. Lehre v. Bau d. Zellkerns* ; Arch. f. mik. Anat. 1883, T. XXII, p. 619.

(6) C'est à dessein que nous avons évité l'emploi des mots « *prochromatine* et *parachromatine* ». PFITZNER, l. c., emploie le premier de ces termes pour désigner la substance qui constitue les nucléoles (nos nucléoles plasmatiques), et le second pour désigner la substance figurée, invisible dans le noyau au repos, mais servant à former le fuseau pendant la division (notre réticulum plasmatique). STRASBURGER emploie le second à propos des nucléoles. En résumé tous deux appliquent ces dénominations à des corps protéiques ; elles sont donc au moins inutiles.

mince, et les bâtonnets qui en résultent lors de la division sont peu apparents, à cause de leur ténuité, et aussi à cause de l'épaisseur du cytoplasme qui les entoure. Parmi les arthropodes, seules les cellules jeunes, ou les premières métrocytes, qui sont la souche des innombrables cellules remplissant plus tard le testicule, possèdent un boyau volumineux; aussi les figures caryocinétiques y sont-elles beaucoup mieux marquées. Mais il n'est pas toujours aisé de rencontrer leurs premières divisions. Car l'entrée en activité du testicule varie considérablement d'un groupe à l'autre, voire même d'une espèce à l'autre; elle dépend également des circonstances extérieures qui ont une grande influence sur le développement de cet organe. En général on ne rencontre que les divisions subséquentes, celles qui se font au sein de cellules dont le volume se réduit de plus en plus. C'est pourquoi on est obligé de se servir constamment de l'objectif 1/18 à immersion homogène, souvent aidé d'un oculaire puissant; encore faut-il ajouter qu'on est loin de pouvoir résoudre d'une manière satisfaisante toutes les images qui se présentent.

2° Ce n'est point tout. Les caractères et les détails des figures caryocinétiques semblent varier notablement dans un même testicule suivant les cystes que l'on examine, suivant les diverses périodes qu'il doit traverser jusqu'à l'élaboration des spermatozoïdes, et sans doute aussi à cause des circonstances extérieures de milieu et autres. Or, dans une préparation, il y a un grand nombre de cystes, qui sont loin d'appartenir à la même étape, à la même génération si l'on veut; en outre plusieurs se sont ouverts pendant la dissociation en confondant leurs éléments. Il en résulte que l'observateur ne peut d'abord s'orienter au milieu des figures qui sont sous ses yeux, ni déterminer leur filiation, leurs rapports génétiques. Il en est ainsi surtout pour les couronnes équatoriales qui causent le désespoir de l'observateur.

3° Il est une autre circonstance qui vient encore compliquer les recherches, c'est la grande altérabilité de l'élément nucléinien pendant la division. La tendance à la fusion des anses ou des bâtonnets des figures caryocynétiques, signalée par Flemming dans les cellules testiculaires de la salamandre, se retrouve à un haut degré dans celles des arthropodes. Si l'on ne donne tous ses soins aux préparations, la plupart des images deviennent méconnaissables, elles ne forment plus qu'un magma où tous les éléments sont accolés, sinon confondus (1). Il n'est pas étonnant que la plupart des observateurs aient envisagé les couronnes polaires comme des masses homogènes. Aussi avons-nous consacré beaucoup de temps à la recherche des meilleures méthodes de fixation et de préparation des objets.

a) Il va sans dire que nous avons songé d'abord aux fixateurs en usage ;

(1) Nous croyons en effet qu'il n'y a pas de fusion véritable entre les éléments Voir les observations de Pfitzner : *Zur morph. Bedeut. d. Zellkerns*; Morph. Jahrb., t. XI, 1885.

la liqueur de KLEINENBERG, l'acétate d'uranium, l'acide chromique et l'acide osmique, soit seuls, soit mélangés et additionnés d'acide acétique suivant la formule de FLEMMING, ancienne et nouvelle (1), et suivant d'autres proportions encore. Nous avons recouru également à la fixation par le sublimé corrosif en solution aqueuse de 1 à 2 %, pur ou additionné de quelques gouttes d'acide acétique. Après de nombreux essais nous avons cru reconnaître que les deux meilleurs mélanges sont les suivants : *a)* la nouvelle liqueur de FLEMMING, mais dans laquelle la dose d'acide osmique est élevée d'un tiers et la concentration de l'acide chromique plus que doublée (2). *b)* La solution de sublimé avec 1 % d'acide acétique. Nous ne nous sommes servi que de ces deux liquides fixateurs dans le courant de nos recherches. Il nous a semblé que le second conserve mieux encore que celui de FLEMMING l'élément nucléinien dans son état naturel. Les autres fixateurs susmentionnés donnent de moins bons résultats. La liqueur de KLEINENBERG en particulier ne maintient pas bien l'indépendance des éléments contigus, ni la distinction des deux moitiés rapprochées des bâtonnets qui sont recourbés ou repliés sur eux-mêmes, comme nous le verrons en parlant des coléoptères, des lépidoptères, etc.

Le mode opératoire qui a été suivi est fort simple. Les testicules, enlevés de l'animal vivant, sont déposés dans le réactif où ils séjournent de 6 à 10 minutes. Après leur fixation ils sont lavés à l'eau distillée et laissés pendant quelques minutes dans l'alcool à 60°, afin d'enlever le restant de réactif et affermir les pièces. On peut alors procéder à leur coloration, ou les conserver dans l'alcool à 90° pour un usage ultérieur.

Quant aux matières colorantes, nous avons fait surtout usage du carmin aluné, la safranine appliquée d'après les méthodes de HERMANN et de BABES ne nous ayant pas donné de meilleurs résultats.

Les objets enrobés au chloroforme (3) sont ensuite coupés au microtome.

Nous avons placé les coupes dans divers médiums : le baume de Canada, la laque de dammar, la sandaraque dissoute dans l'alcool, la glycérine, la liqueur de RIPART et PETIT (4), etc. En agissant ainsi, notre but était de varier l'indice de réfraction des milieux dans lesquelles séjournent les coupes,

(1) FLEMMING : Archiv f. wiss. Mikroskopie ; juillet, 1884.

(2) Les cellules testiculaires sont très altérables et très avides d'eau. C'est pourquoi il est nécessaire de les tuer et de les fixer rapidement, à l'aide d'un réactif énergique, pour les maintenir dans leur intégrité et empêcher surtout la production de nombreuses vacuoles à leur intérieur.

(3) Les figures caryocinétiques conservent ainsi plus de netteté, semble-t-il, qu'en pratiquant l'enrobage à l'aide de la créosote ou de l'essence de girofle.

(4) Naturellement, pour employer les milieux aqueux, il faut revenir de la térébenthine à l'eau. On doit se servir alors, pour faire adhérer les coupes au *slide*, du collodion (SCHAELLIBAUM), ou de l'albumine (P. MAYER). Voir *Biologie*, p. 123.

afin de rendre plus distinctes les figures caryocinétiques, toujours si petites et si difficiles à analyser. En général, leurs détails se marquent mieux dans les milieux aqueux, mais l'emploi de ces derniers avec les objets durcis est de médiocre utilité lorsqu'on a recours à la méthode suivante.

b) On se tromperait grandement en effet, si l'on croyait pouvoir élucider tous les points de la caryocinèse des arthropodes en pratiquant les coupes les plus fines à travers les cœcums testiculaires, car il est de toute nécessité de recourir à la dissociation des objets vivants, soit à sec en les humectant avec l'haleine, soit dans un liquide réactif.

Nous avons procédé comme il a été dit dans la *Biologie*, p. 111, 114 et 144. Le testicule extrait de l'animal vivant est débité en tronçons que l'on place chacun sur un porte-objets. En promenant sur eux le dos d'un scalpel ou, au besoin (1), en les dilacérant délicatement, on en fait sortir les cystes ou les cellules intactes dans leur milieu naturel. On peut aussi pratiquer l'opération dans une goutte minime de vert de méthyle, ou bien ajouter ce réactif après la dissociation. La préparation colorée est ensuite soumise pendant 10 à 20 minutes (2) aux vapeurs d'acide osmique en solution à 2 $^0/_0$. Après y avoir déposé une goutte de la solution de Ripart et Petit ou d'un autre médium, on procède à son examen. Pour la conserver et la transformer en préparation permanente, il n'y a plus qu'à la luter (4).

On peut remplacer dans le traitement précédent l'acide osmique par l'acide sulfureux dissous dans l'alcool; de nombreux essais nous ont appris, en effet, que ce gaz est un excellent fixateur du noyau (4). La préparation, dissociée sans réactif, est renversée pendant 3 à 5 secondes seulement (le temps de compter jusqu'à vingt) sur le goulot d'un flacon contenant la dissolution. Avant de procéder à la coloration, il est nécessaire d'enlever jusqu'à la dernière trace de l'acide par des lavages soignés, car il décompose le vert de méthyle. Sur les préparations bien faites, la coloration de l'élément nucléinien est aussi nette et aussi franche qu'en usant de l'acide osmique. Néanmoins nous nous sommes servi de préférence de la première méthode. Quant à la fixation à l'aide de l'acide sulfureux, nous l'avons employée surtout à titre de contrôle dans certains cas difficiles, pour nous assurer si l'on obtenait les mêmes images par les deux procédés.

(1) Par exemple lorsqu'il est difficile, comme dans les sauterelles, de faire sortir les cellules ; ou encore lorsque le tube est trop mince ou trop délicat pour être traité de cette façon.

(2) Après quelques tâtonnements on arrive bientôt à saisir, pour chaque objet, le temps pendant lequel il doit rester soumis aux vapeurs d'acide osmique pour être fixé; les cellules en division, toujours très sensibles à l'action de cet acide, ne prennent point alors une teinte trop foncée qui nuit à l'observation.

(3) Nous ne saurions assez recommander le lut au baume de tolu dont nous avons donné la formule dans notre *Biologie*, p. 129 ; c'est le meilleur de tous les luts dont nous ayons fait usage.

(4) L'acide sulfureux fixe moins bien le protoplasme, du moins lorsqu'on le fait agir pendant un temps si court.

La dissociation des objets frais présente de grands avantages, nous avons même dit qu'elle est indispensable.

a) En la pratiquant, le scalpel dégage toujours des colonies un grand nombre de cellules qui se présentent isolément, et dont l'observation est ainsi rendue plus aisée que sur des coupes où les éléments sont généralement entassés les uns sur les autres dans des cystes volumineux.

b) Cette méthode permet de varier, pour ainsi dire à volonté, le mode d'observation. Elle permet d'examiner les cellules : tantôt dans leur milieu naturel, le liquide testiculaire; tantôt immédiatement après l'emploi d'un réactif, spécialement du vert de méthyle, pour suivre pas à pas son influence sur les éléments du noyau. C'est ainsi que l'on peut constater l'action élective et la fidélité si remarquables de ce dernier réactif appliqué sur les cellules vivantes (1).

c) De cette manière, la dissociation devient un moyen précieux pour contrôler l'action des fixateurs qui ont été employés dans le but de rendre possible la confection des coupes, par exemple pour s'assurer s'ils n'ont pas modifié la distribution de la nucléine à l'intérieur des bâtonnets des couronnes et changé notablement l'aspect de ces éléments; ce qui serait de nature, dans certains cas, à induire l'observateur en erreur et à lui faire tirer de fausses conclusions. Nous aurons plus d'une fois l'occasion de revenir sur ce point.

d) Enfin en utilisant la liqueur de RIPART et PETIT, qui est un fixateur délicat, soit avant soit après l'action de l'acide osmique et de l'acide sulfureux, on obtient des préparations temporaires ou permanentes, dans lesquelles les objets sont inclus au milieu d'un liquide. Or ce mode d'inclusion est de la plus haute importance. Car il est bien souvent nécessaire de déplacer ou de faire rouler, à l'aide d'une légère pression exercée sur le *cover*, les cellules isolées au sein de la préparation, afin de pouvoir observer le *même élément* par tous ses côtés : examiner successivement une figure caryocinétique de face et de profil, constater la forme, la disposition et surtout le nombre des éléments dans les couronnes équatoriales et polaires, etc., etc. En faisant usage de coupes et de préparations incluses dans un médium résineux et solidifiable qui empêche ces déplacements, il est presque toujours impossible de se faire une conviction sur les détails les plus importants.

---

(1) Voici comment nous avons fait ressortir les avantages de ce précieux réactif dans notre *Biologie*, p. 144. « D'abord il fait mourir instantanément les cellules, sans doute parce qu'il s'y insinue avec une facilité « étonnante; ensuite il les fixe jusqu'à un certain point, et les empêche de se déformer pendant des heures en- « tières. Avec l'acide osmique, qui ne l'altère nullement, il devient un des meilleurs fixateurs. Ajoutons que « c'est le réactif le mieux approprié pour le noyau, soit pour le déceler, soit pour le conserver dans sa forme et « sa structure normale. »

PREMIÈRE PARTIE.

DIVISION DIRECTE OU ACINÉTIQUE.

Nous avons consacré beaucoup de temps à la recherche des figures caryocinétiques dans les tissus des arthopodes. Il nous semblait que rien ne devait être plus intéressant que les phénomènes de la caryocinèse présentés par ces noyaux gigantesques, à boyau volumineux et strié, si fréquents chez les insectes soit à l'état larvaire soit à l'état parfait. Mais nos efforts n'ont pas été couronnés de succès; à notre grand regret aucune de ces figures n'a passé sous nos yeux. On dirait que chez ces êtres, une fois que les tissus sont établis, la division indirecte ne s'y exerce plus, contrairement à ce qui a lieu chez les vertébrés (1).

En est-il de même de la division directe ?

Nos recherches nous permettent d'affirmer que ce mode de multiplication cellulaire existe chez les arthropodes, et qu'il y est même assez fréquent. Nous l'avons observé dans les organes et les tissus fixes les plus variés : les tubes de MALPIGHI, les glandes filières, l'épithélium intestinal, la capsule ovarique, etc. et, ce qui paraîtra plus étrange, dans certains tissus en voie de prolifération, comme les jeunes cellules graisseuses, les cellules testiculaires et les cellules embryonnaires elles-mêmes.

Les exemples de division directe que nous allons mentionner sont d'autant plus intéressants qu'ils sont plus rares ailleurs.

Il y a deux choses à considérer dans ce mode de division :

1° La division du noyau et,

2° La division concomitante ou subséquente du protoplasme.

(1) Voir PFITZNER : *Beobacht. über weit. Vorkommen d. Karyokinesis;* Archiv f. mik. Anat., 1881, p. 127, — et FLEMMING qui a publié divers articles sur la régénération des tissus, dans les mêmes Archives, de 1880 à 1884.

CHAPITRE I.

DIVISION DIRECTE DU NOYAU.

On a restreint de plus en plus la mise en œuvre de ce procédé de multiplication nucléaire depuis la découverte de la caryocinèse dans les tissus les plus divers des plantes et des animaux. Cependant on est obligé de l'admettre encore pour un certain nombre de cellules : les leucocytes des vertébrés (1), les cellules parenchymateuses âgées des végétaux (2), diverses algues (3), les infusoires et certains autres protistes (4). Plusieurs observateurs ont signalé en outre, avec plus ou moins de fondement, des exemples de division directe dans les tissus ordinaires des animaux, mais nous devons nous contenter de renvoyer le lecteur à la discussion à laquelle Flemming (5) a soumis les observations de ses prédécesseurs. Nous réserverons également ce qui concerne les Protistes pour la fin de ce mémoire, afin de ne nous occuper ici que des arthropodes.

Les auteurs qui ont parlé de la division directe chez les arthropodes sont peu nombreux.

Schenk (6) et Blochmann (7) l'ont signalée depuis peu, le premier sur les noyaux de la couche cellulaire destinée à former le chorion de l'œuf chez la *Periplaneta orientalis*, le second sur ceux de l'enveloppe embryonnaire du scorpion. Dans les figures de Schenk le noyau est coupé par un étranglement linéaire; tandis que dans celles de Blochmann les deux moitiés étirées restent unies temporairement par un long filament, comme dans notre fig. **7**, *d*.

A en juger par les dessins d'une note de Bobretzky (8), antérieure aux précédentes, les noyaux issus de la vésicule germinative de l'œuf de certains

(1) Voir Flemming : *Zells. Kern und Zellth.* p. 348 et sqq.

(2) Fr. Schmitz : Sitz. d. niederrh. Gesellsch., 1879, — Fr. Johow : *Inaug. Dissert.* Bonn, 1880. — Strasburger : Archiv f. mik. Anat., tom XXI, 1882, p. 574.

(3) Fr. Schmitz : *Beobacht. üb. d. vielkernigen Zellen d. Siphonocladiaceen*, Halle, 1879. — Johow : *Die Zellkerne v. Chara fœtida*, Bot. Zeit., 1881, p. 729.

(4) Bütschli : *Studien üb. d. erste Entwick*, etc., 1876, p. 115; — et dans Zeits. f. wiss. Zoologie, t. XXX, p. 424, etc. — R. Hertwig : *Inaug. Diss.*, Leipzig, 1875; — et dans Jen. Zeitsch., t. XI, p. 156, 1877. — Grüber : Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XXXVI, p. 109. — Balbiani : *Leçons faites au collège de France*, dans le Journ. de Microg., t. V et VI, etc., etc. — Voir l'exposé de Strasburger : *Zellbildung*, etc., 3e édit., p. 304 et suiv.

(5) Flemming : *Zells. Kern u. Zellth.*, p. 547 et sqq.

(6) Schenk : Mittheil. aus d. embryol. Institut im Wien, t. II, Heft II, p. 95.

(7) Blochmann : *Ueber directe Kernth. in d. Embryonalhülle d. Scorpione;* Morph. Jahrb., t. X, Taf. XXII, fig. 1 à 5, p. 480.

(8) Bobretsky : *Ueb. d. Bild. d. Blastoderms etc. bei Insecten*; Zeitsch. f. wiss. Zool, t. XXXI, p. 195, fig. 3, 4, 6, 9.

lépidoptères pourraient bien aussi se multiplier par étranglement; mais l'auteur ne parle pas des phénomènes de la division, on ne peut donc rien conclure de son travail. On le peut d'autant moins que BOBRETZKY fait du noyau une cellule, et du nucléole, qui n'est dans le cas présent que le boyau pelotonné, un noyau véritable.

WITLACZIL (1) et L. WILL (2) en parlant de la division du noyau de l'œuf des aphidiens donnent également des figures qui pourraient faire songer à une division directe. WILL décrit la division de la vésicule germinative et des noyaux qui en dérivent, noyaux dont il interprète exactement la constitution, plus heureux en cela que BRANDT et BOBRETZKY. Il montre que la tache germinative, ou le nucléole, se résout en granules et en petits corpuscules qui se rassemblent à l'équateur du noyau hyalin, pour se répartir ensuite en deux groupes. Entre temps le noyau prend la forme d'un biscuit et se scinde en deux. Mais dans sa description il ne parle ni de division directe ni de caryocinèse; il ne fait pas non plus mention de l'existence d'un fuseau. Pour se prononcer sur la nature de cette division il faudrait savoir si la membrane du noyau se maintient et s'étrangle, ou bien si elle disparaît et si les noyaux doivent se reformer aux pôles, comme cela a lieu dans la caryocinèse véritable (3).

A. Tissus fixes et adultes.

I. Commençons par la *capsule ovarique* de la *Gryllotalpa vulgaris*.

Le tapis cellulaire qui recouvre l'œuf de la taupe-grillon, arrivé à l'état parfait, est formé de cellules polygonales et aplaties PL. I, FIG. **10**. Leur protoplasme, dense et homogène, renferme de un à trois noyaux munis de nucléoles. A l'état statique ces divers éléments se présentent comme nous les figurons en *a*; le noyau, de forme ovale, contient un boyau nucléinien assez épais et tortillé. C'est au milieu de ces anses que se trouve le nucléole. Ce dernier mérite que nous nous y arrêtions quelques instants.

Sur des préparations fraîches et traitées par le vert de méthyle, il se montre en effet composé de deux parties distinctes : une masse centrale à contours irréguliers, uniformément colorée, et une portion périphérique incolore. L'emploi des réactifs et des dissolvants de la nucléine tels que l'acide chlorhydrique, le carbonate potassique, etc., indique clairement la

(1) WITLACZIL : *Entwicklungsgesch. der Aphiden;* Zeitsch. f. wiss Zool., t. XL, 1884, Taf. XXVIII, fig. 4 et suiv.

(2) LUDWIG WILL : *Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms b. d. vivip. Aphiden;* Arbeiten der zool. Institut in Wurzburg. Tiré à part, p. 29-33; Pl. I, fig 10—15, fig. 18 et 21.

(3) Voir à la fin de ce mémoire les *Rapports entre les deux modes de division.*

nature chimique de ces deux éléments : la partie colorée est formée de nucléine, la partie incolore de plastine. Nous nous trouvons donc en présence d'un *nucléole mixte*, à la fois nucléinien et plasmatique, simulant un petit noyau dont la nucléine serait ramassée au centre en une masse amorphe. Ajoutons, pour être complet, que la zone plasmatique n'entoure pas toujours complètement le corps nucléinien; elle est parfois interrompue d'un côté, et prend ainsi la forme d'un fer-à-cheval *e* et *b'*.

L'origine des ces nucléoles se conçoit d'ailleurs aisément. Que la portion plastinienne en s'accumulant vienne à enrober quelque tronçon du boyau, et l'on obtiendra ces corps. Néanmoins ils sont rares chez les arthropodes.

Nous allons voir que ces singulières productions peuvent subir la segmentation comme le noyau lui-même.

Les phénomènes présentés par le noyau de la capsule ovarique pendant sa division sont assez intéressants.

En général, c'est le nucléole qui se segmente en premier lieu.

On a beaucoup parlé autrefois de la division du nucléole. On sait en effet que le schéma de Remak, qui eut cours si longtemps dans la science, comprenait trois segmentations binaires successives, celles du nucléole, du noyau et du protoplasme. Les travaux récents ont fait abandonner ce schéma, surtout en ce qui concerne le nucléole. Mais, comme nous l'avons fait remarquer dans notre Introduction (1), ces corps sont de plusieurs sortes et peuvent par conséquent se comporter d'une manière différente. Nous devons avouer que nous n'avons jamais vu les nucléoles qui sont exclusivement de nature plasmatique s'étrangler normalement pendant la division du noyau. Mais les nucléoles mixtes et les nucléoles-noyaux peuvent se segmenter; c'est ce qui a lieu dans la *Gryllotalpa*, la FIG. **10** le montre clairement (2).

La masse nucléinienne centrale se partage d'abord en deux portions qui se séparent en s'étirant; en même temps le nucléole s'allonge, et bientôt un étranglement équatorial s'y dessine qui le coupe en deux, FIG. **10**, *b*, *f*, *x*, *y*. Parfois on observe à l'intérieur trois sphérules de nucléine, et alors il se divise simultanément en autant de portions par des sillons diversement orientés, FIG. **10**, *z*.

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent le noyau s'allonge suivant son grand axe, et commence à s'étrangler à son tour FIG. **10**, *b*, *b'* et *f*. En *c* et *d*, la division s'achève. Chacune des deux moitiés renferme un nucléole.

(1) Voir plus haut, p. 206.

(2) Voir plus loin p. 223 et p. 225 la division du nucléole-noyau des *Lithobius* et celle du nucléole des cellules graisseuses.

Habituellement les noyaux possèdent le même volume; parfois cependant le sillon séparateur se marque plus près de l'un des pôles. Enfin il arrive que l'étranglement du noyau se fait tardivement, après que le nucléole s'est déjà divisé plus d'une fois : comme en *b'*, par exemple, où l'on remarque quatre nucléoles(1) bien que la division s'indique à peine. Ces sortes de noyaux multinucléolés se segmentent, tantôt en deux moitiés égales renfermant souvent un nombre différent de nucléoles, tantôt en portions inégales. On a représenté en *e* un cas de ce dernier genre : une première segmentation, φ, très inégale va s'achever, la grosse moitié se divisera ensuite en deux portions correspondant à ces nucléoles. Nous n'avons rencontré aucun exemple de segmentation simultanée, analogue à celle du nucléole ζ; mais nous sommes loin d'en nier la possibilité.

Le noyau pendant la division ne paraît d'ailleurs être le siège d'aucun mouvement particulier; on n'y voit rien qui rappelle une figure caryocinétique. La membrane nucléaire s'infléchit en dedans en repoussant vers le centre les anses nucléiniennes qu'elle finit par couper, et la segmentation est achevée.

II. Épithélium intestinal et *tubes de* MALPIGHI de l'*Aphrophora spumaria.*

La larve de cet hémiptère nous offre de beaux exemples de caryodiérèse par voie directe.

1° La FIG. 9 représente trois cellules de l'épithélium intestinal de cette larve. Les noyaux, vus en coupe optique, montrent la section des anses du boyau nucléinien qui est mince et lâchement enroulé. Ils renferment habituellement plusieurs nucléoles; mais ces nucléoles sont bien différents de ceux que nous avons rencontrés dans la capsule ovarique de la taupe-grillon, car ils sont exclusivement de nature plasmatique, et ils demeurent étrangers à la division du noyau.

Cette division s'exécute d'une façon très simple, comme on le voit dans la FIG. 9. En *a* l'étranglement se manifeste et rend le noyau panduriforme. A mesure que l'inflexion de la membrane progresse, l'ouverture de l'étranglement se rétrécit de plus en plus et, à la fin de la division, les nouveaux noyaux se touchent par une surface plane, *b*. Ce n'est que peu à peu qu'ils acquièrent la forme sphérique, *c*, du noyau primitif.

2° Les tubes de MALPIGHI de l'aphrophore ont un aspect singulier. Les cellules et les noyaux des deux extrémités, mais surtout ceux de la base FIG. 8, sont organisés suivant le type commun. Leur protoplasme est dense,

---

(1) Dont un est caché.

doué d'un réticulum irrégulier, mal orienté, et d'un enchylème granuleux; leur noyau possède un boyau continu et riche en circonvolutions qui sont entassées les unes sur les autres. La portion moyenne et renflée des tubes est constituée d'une manière toute différente, FIG. 7. Le réticulum cellulaire, régulier dans ses allures et visiblement rayonnant du noyau à la périphérie, renferme un enchylème hyalin (1) Mais ce qui frappe davantage l'observateur, c'est le noyau : corps irrégulier, bosselé, épineux même, à contenu homogène et sans trace de filament nucléinien; la nucléine amorphe y est en effet répandue d'une manière uniforme. Pour le reste, ces noyaux ont une mince membrane qui se moule exactement sur les aspérités de la surface, et à laquelle viennent se rattacher les trabécules du cytoplasme.

Nous avons pensé d'abord que ce noyau empruntait sa singularité à une cause accidentelle ou à l'action altérante des réactifs. Il n'en est rien cependant, car on retrouve ces caractères dans toutes les larves, et sur les cellules vivantes dont l'observation est des plus aisée.

On pourrait aussi se demander quelle est l'origine de ces noyaux. La réponse est facile. Sur les petites larves on rencontre tous les intermédiaires entre les noyaux des extrémités et ceux du milieu. Peu à peu le boyau s'efface, le noyau lui-même se rétrécit et perd la régularité de ses contours à cause du plissement de sa membrane; à la fin la nucléine ne forme plus à l'intérieur qu'une masse compacte et homogène, à peu près comme cela se présente dans la tête des spermatozoïdes (2).

Cependant, malgré cet état de dégradation de l'élément nucléinien, les noyaux de l'aphrophore se divisent, comme on peut le voir sur la FIG. 7, *b*, *c*, *d*. Pendant ce phénomène la nucléine ne subit aucun changement; le boyau ne se reconstitue pas. Le noyau s'allonge et s'étrangle; puis, avant que le sillon ait pénétré jusqu'au centre, les deux lobes s'écartent l'un de l'autre *c*, en étirant la portion *f* qui continue néanmoins à les rattacher. Lorsque cette portion est dégagée de nucléine on y découvre une structure intérieure. Elle est en effet formée de filaments parallèles restant incolores sous l'action du vert de méthyle, et dont l'ensemble simule le fuseau achromatique qui relie les couronnes polaires lors de la division indirecte. Ce faisceau est facile à distinguer du protoplasme environnant, parce qu'il reste limité par la membrane persistante du noyau. Inutile d'ajouter qu'il représente le caryoplasma, devenu visible par la séparation et l'accumulation de la nucléine aux deux pôles.

(1) Voir plus haut, p. 193.

(2) Ces faits viennent à l'appui de notre manière de voir sur l'origine de la nucléine amorphe dans les noyaux les plus divers (*Biologie cellulaire*, p. 221 et sqq.)

Les deux moitiés colorées s'éloignent considérablement l'une de l'autre *d*, en repoussant le protoplasme devant elles; enfin le fuseau *f*, étiré de plus en plus, se coupe à sa partie médiane. Peu à peu les prolongements qui résultent de cette séparation violente s'arrondissent, grâce sans doute à l'élasticité de la membrane nucléaire autant qu'à la dilatation subséquente des nouveaux noyaux, et ceux-ci deviennent semblables au noyau primitif *e*.

III. Épithélium intestinal des crustacés, tels que : l'*Oniscus asellus*, les *Ligia*, l'*Armadillo asellus*, les *Idotea*, les *Cirolana*, *etc.*

Il n'est pas rare de rencontrer dans les cellules si remarquables de l'intestin de ces petits êtres des noyaux en voie d'étranglement manifeste ; on les remarque, sans les rechercher à dessein, parce qu'ils sont volumineux. Les choses s'y passent comme nous les avons décrites sur l'épithélium de l'aphrophore FIG. 9, nous n'y reviendrons donc pas. Pour ce qui concerne le cloporte, le lecteur peut jeter les yeux sur les FIG. 1 à 3 de la PL. I. Bien que ces figures soient tirées du testicule, elles représentent *exactement* ce qui se voit dans le noyau des cellules intestinales quant aux phénomènes de la division.

C'est à l'étranglement du noyau, et nullement à la caryocinèse, que les cellules de l'intestin des isopodes, etc. sont redevables de leur multinucléarité si fréquente. Les *Cirolana* sont des plus remarquables sous ce rapport. On y rencontre dans presque toutes les cellules de 10 à 30 noyaux parfaitement constitués, et dont plusieurs souvent subissent en même temps la division directe.

IV. Fibres musculaires.

Les noyaux des fibres musculaires adultes de tous les arthropodes que nous avons examinés se divisent par voie directe, quelle que soit d'ailleurs la position, soit centrale soit périphérique, qu'ils occupent à l'intérieur de la cellule. Nous ne pourrions mieux comparer leur segmentation qu'à celle des noyaux des cellules des characés(1). C'est assez dire qu'elle est irrégulière, assez souvent moriforme, et qu'elle semble revêtir un caractère de vétusté; nous ne nous arrêterons pas davantage à ces phénomènes qui sont connus.

B. Tissus actifs.

Jusqu'ici nos observations n'ont porté que sur des tissus fixes et permanents. Pour être intéressants les exemples de multiplication directe du

(1) Voir les figures de JOHOW; Bot. Zeit., 1881. — Voir aussi la fig. 76 de la *Biologie*.

noyau qu'ils nous ont offerts n'ont cependant rien d'étonnant, car des faits semblables se présentent aussi fréquemment dans tous les parenchymes adultes des végétaux. Ceux qu'il nous reste à décrire frapperont davantage le lecteur, parcequ'ils n'ont pas encore été constatés avec certitude.

Nous voulons parler de quelques cas de division directe du noyau observés dans les tissus embryonnaires, ou en voie de prolifération active : les cæcums testiculaires, la plaque ventrale de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus* et les fibres musculaires non encore différentiées de la larve du même animal.

I. Tubes testiculaires.

Il nous a paru utile de relater un certain nombre de faits qui nous ont vivement frappé depuis longtemps en observant les cellules testiculaires des crustacés, spécialement celles des isopodes.

Chez l'*Oniscus asellus*, au moment de la plus grande activité cellulaire préludant à la formation des spermatozoïdes, on ne rencontre pour ainsi dire que des noyaux en voie d'étranglement ou de division acinétique. Les figures caryocinétiques y font le plus souvent défaut. Depuis trois ans nous n'en avons rencontré que *deux*, une couronne équatoriale et une couronne polaire qui sont reproduites dans la Pl. VI, fig. **227**; et cependant nos observations ont été nombreuses et pratiquées à toutes les époques de l'année.

Nous avons constaté les mêmes phénomènes sur plusieurs animaux du même groupe, sur les *Idotea* en particulier. La division directe est très fréquente chez ces derniers, et s'y fait normalement. Nous n'y avons point remarqué de caryocinèse, mais nous devons ajouter que nos observations sur ces crustacés, bien que faites sérieusement, ont été beaucoup moins nombreuses que sur l'*Oniscus*. Chose remarquable, chez les *Idotea* la multinucléarité des grandes cellules qui vont se transformer en autant de faisceaux de spermatozoïdes est due exclusivement à la segmentation successive du noyau primitif. Celui-ci se divise en deux, puis en quatre, etc., avec une régularité qui rappelle la caryocinèse; mais cette division n'est accompagnée d'aucune modification intérieure, le noyau s'étrangle, voilà tout.

Ces faits sont d'autant plus singuliers que dans un genre voisin, le genre *Armadillo*, les figures caryocinétiques sont fréquentes; tandis que les cas de division directe y sont beaucoup plus rares.

On trouve également des noyaux en voie de segmentation binaire et normale dans le testicule de plusieurs décapodes, tels que : le *Xanto rivulosus*, la *Lupa hastata*, l'*Inachus scorpio*, la *Pirimela denticulata*, la *Dorippe lanata*, l'*Acanthonyx lunulatus*, l'*Æthusa mascarone*, une *Porcellana*, etc. Les cellules des acini du testicule encore peu développé de l'*Astacus fluvia-*

tilis présentent aussi des noyaux en voie de division directe (1); cette division est souvent inégale, l'un des noyaux étant plus volumineux que son congénère. Dans tous ces animaux on rencontre en outre de nombreuses figures caryocinétiques.

Quant au *processus* de cette division il ne présente rien de saillant. La FIG. 4 de la PL. I représente les noyaux de l'*Oniscus* au moment de leur multiplication la plus active. L'étranglement, d'abord très large *a* et *b*, se resserre un peu en progressant et en coupant les filaments nucléiniens, de telle sorte que les nouveaux noyaux se touchent par une surface plane lorsque la division est achevée. Nous ferons seulement remarquer l'irrégularité habituelle du sillon séparateur; souvent en effet il est plus accentué ou marche plus vite d'un côté que de l'autre *c*; il est même parfois unilatéral FIG. 5, *a*. En général on n'observe que la division binaire. Notons encore que les noyaux pendant leur segmentation ne présentent aucun changement notable dans la forme ou la distribution des anses nucléiniennes. C'est à peine si l'œil y découvre sous l'étranglement une légère orientation semblable à celle qui est représentée dans la FIG. 2, PL. I; mais cette orientation est loin de se marquer sur tous les noyaux. Sous l'action du vert de méthyle, ceux-ci ne se colorent d'ailleurs pas plus intensément qu'à l'état de repos.

Dans les autres groupes d'arthropodes la division directe du noyau des cellules testiculaires est beaucoup plus rare.

En effet nous n'en avons receuilli chez les insectes que sept ou huit exemples, dont deux particulièrement remarquables dans les sauterelles et les libellules.

Nous n'en avons point rencontré chez les arachnides ni chez les myriapodes (2).

Mais en revanche nous avons constaté à plusieurs reprises la segmentation du nucléole-noyau des *Lithobius*. Cette segmentation s'exécute comme celle d'un noyau ordinaire. Le nucléole s'étrangle en s'allongeant modérément. Ensuite les deux lobes s'éloignent et restent unis par une portion intermédiaire qui s'effile en se striant, à peu près comme dans l'aphrophore, PL. I, FIG. 12; ou bien ils restent en place pour être coupés par un sillon linéaire FIG. 13.

(1) En ce point nos observations confirment donc celles de SABATIER.

(2) Nous sommes loin de nier l'existence de la division acinétique dans ces divers groupes. LEYDIG (*Untersuch. z. Anat. u. Phys. d. Thiere*, 1883) représente Taf. VII, fig. 81 *c*, un noyau de *Lithobius* en voie de division directe à l'aide d'une plaque transversale. Nous tenons à être d'autant plus réservé sur ce point que plusieurs observateurs ont signalé depuis longtemps l'existence de la division acinétique dans le testicule des animaux étrangers aux arthropodes. Nous avons nous-mêmes constaté ce mode de division dans des espèces assez nombreuses. Chez un jeune individu de *Scyllium canicula*, par exemple, nous avons rencontré au sein de nombreuses préparations des centaines de noyaux à toutes les phases de la segmentation binaire; c'est là un fait certain.

C'est à ce genre de division qu'il faut rattacher la présence assez fréquente de noyaux multinucléolés chez les chilopodes. On remarquera que de pareils noyaux simulent à s'y méprendre des *cellules* à plusieurs noyaux véritables.

L'étude des figures caryocinétiques du *Lithobius* nous a fait remarquer un autre détail qui trouve ici sa place, et qui est indiqué dans la FIG. **218** de la PL. VI. Cette figure représente un noyau dans lequel on aperçoit un fuseau parfaitement développé et des bâtonnets de nucléine accumulés vers les pôles. La membrane s'est maintenue. Elle possède un double contour très net, plus net même que d'habitude, et elle n'a évidemment subi aucune modification pendant que les phénomènes précédents se passaient. On se croirait en présence du noyau en division de certains protistes. Malheureusement, n'ayant point trouvé de noyau semblable en voie d'étranglement, nous ne pourrions décider si ces sortes de figures sont destinées à produire deux noyaux, ou seulement deux nucléoles-noyaux.

II. Embryon et *larve* de l'hydrophile.

1° En examinant de jeunes embryons de ce coléoptère, extraits de l'œuf avant la ponte, dans le but de découvrir les figures caryocinétiques des boyaux striés, nous avons trouvé quatre noyaux en voie de division directe dans les cellules de la plaque ventrale.

Ces noyaux s'allongent, deviennent panduriformes, et bientôt l'étranglement équatorial les coupe en deux moitiés égales et contiguës PL. I, FIG. **11**, sans qu'aucun mouvement ne se manifeste dans leur intimité. Malgré tous nos soins, nous n'avons pu découvrir la moindre trace de figure caryocinétique dans les quelques embryons qu'il nous fut donné de soumettre à l'examen. Les circonvolutions si nombreuses et si serrées du noyau seraient-elles un obstacle à l'apparition de ces figures? On peut le croire, mais ce n'est là qu'une hypothèse (1).

2° Nous ajouterons un mot seulement concernant les phénomènes que nous avons observés dans de très jeunes larves sur les noyaux des fibres musculaires intestinales qui n'étaient pas encore entièrement différentiées. Nous avons représenté ces fibres dans la FIG. **38**, p. 193 de notre *Biologie cellulaire*. On peut voir dans cette figure que le réticulum musculaire commence seulement à s'organiser çà et là, et que la myosine se localise dans les cases déjà formées.

Le noyau au repos de ces cellules, PL. VII, FIG. **268** *a*, se distingue

(1) Nous avons regretté de ne pouvoir examiner que trois de ces jeunes plaques ventrales De l'absence de figures caryocinétiques nous sommes loin de conclure à la négation de la division indirecte. Pour légitimer une conclusion aussi invraisemblable l'étude d'un grand nombre d'objets, considérés à des stades différents, est tout-à-fait indispensable. Nous ne faisons que consigner des faits. On verra bientôt d'ailleurs que BÜTSCHLI a constaté l'existence de la division indirecte dans les cellules blastodermiques d'une mouche.

par l'aspect de son boyau nucléinien; celui-ci porte alternativement des renflements accentués et des portions amincies. Le caryoplasma est riche en fines granulations. Or parmi ces noyaux il en est qui entrent en division, ainsi qu'on peut le voir en *b* de la même figure. Leur portion plasmatique s'éclaircit par la fusion des granules, et en même temps elle se transforme en un grand nombre de filaments parallèles, d'une grande délicatesse et qui convergent vaguement vers deux pôles opposés. La membrane nucléaire est encore aussi épaisse et aussi visible qu'à l'état de repos. Le cytoplasme ne porte pas d'asters près des pôles.

L'aspect de ces noyaux nous a fait songer tout d'abord à une caryocinèse, mais les recherches les plus minutieuses ne nous ont fait découvrir aucune figure caryocinétique marquant un stade ultérieur. En revanche nous avons observé deux noyaux semblables en voie d'étranglement, comme ceux des FIG. 8*b* et 4*a* de la PL. I; le sillon resserrait à la fois les anses du boyau et les filaments plasmatiques, et avait pénétré profondément. En présence de ces faits, ne faut-il pas admettre que ces noyaux étaient en voie de division directe, malgré les changements qui s'étaient opérés si visiblement dans leur intimité? Nous le croyons. On constate d'ailleurs de pareils phénomènes chez maints protistes.

III. Cellules graisseuses.

On rencontre aussi la division acinétique du noyau dans le tissu adipeux des arthropodes et, d'un autre côté, nous n'y avons jamais remarqué de figure caryocinétique.

Les noyaux de ce tissu sont variables suivant les cellules. Dans les cellules jeunes, FIG. 269 à 273, PL. VII, il est petit et son filament est mince. Mais assez souvent, par exemple chez l'éristale, le géotrupe, etc., le filament se pelotonne et prend la forme d'un nucléole-noyau entouré d'une auréole de caryoplasma réticulé FIG. 289, *x*. Les cellules jaunes (1), ou intercalées, possèdent un noyau volumineux et entièrement rempli par un boyau plus épais et plus riche en nucléine FIG. 282 et 283.

Or ces deux sortes de noyaux se divisent par voie directe. L'étranglement qui les coupe se caractérise en ce qu'il est généralement étroit; on trouve en effet peu de noyaux franchement panduriformes. Lorsqu'il est achevé les deux moitiés sont accolées par une large surface, et leur séparation s'indique seulement par un léger sillon. Peu à peu cependant les deux nouveaux noyaux sécartent et s'éloignent lentement l'un de l'autre.

Notons en outre deux particularités.

Lorsque l'élément nucléinien est pelotonné au centre du noyau sous

(1) Voir au Chapitre suivant la constitution du tissu graisseux.

la forme d'un nucléole, c'est lui qui entre tout d'abord en division; cette division est achevé dans la FIG. **287**, *x*. L'étranglement du noyau ne se fait que postérieurement, du moins dans le géotrupe et l'éristale; il est encore à son début dans la figure précitée.

Habituellement le sillon coupe le noyau suivant un plan perpendiculaire à son grand diamètre. Il en est autrement dans les cellules intercalées; sur les dix ou douze noyaux que nous y avons surpris en division, l'étranglement était parallèle au grand axe, comme on l'a indiqué dans la FIG. **282**.

La segmentation du noyau peut se répéter un certain nombre de fois avant la division du protoplasme : aussi les cellules multinucléées, possédant de 2 à 10 noyaux et plus, y sont-elles fort nombreuses.

CHAPITRE II.

DIVISION DIRECTE DU PROTOPLASME.

Des faits que nous venons d'exposer nous pouvons tirer la conclusion suivante : chez les arthropodes *les noyaux peuvent se multiplier par voie directe, dans les tissus jeunes et actifs aussi bien que dans les tissus adultes, et cela d'une manière qu'on doit parfois qualifier de normale.* Remarquons aussi que les noyaux qui se multiplient de cette façon ont, comme ceux qui entrent habituellement en caryocinèse, conservé tous leurs caractères originels. Ce ne sont pas en effet des corps irrégulièrement lobés, moriformes et déjà fortement sillonnés, tels que ceux des vertébrés(1), des characées(2), des ophioglossées(3) que nous avons vu entrer en division, mais des corps dont la forme typique, ovalaire ou sphérique, s'était généralement maintenue. Le sillon séparateur y nait à un moment donné et y progresse aussitôt d'une manière continue et relativement rapide; il rappelle jusqu'à un certain point par ses allures celui qui intervient dans la division ordinaire du protoplasme. Sous ce rapport la segmentation du noyau est donc aussi remarquable.

Mais elle l'est plus encore à un autre point de vue que nous devons maintenant examiner : *elle est assez souvent suivie, comme la caryocinèse elle-même, de la segmentation du protoplasme.*

Cette question de la multiplication cellulaire par voie directe est pleine d'actualité. PFITZNER (4), ayant constaté par des observations nombreuses l'existence générale de la caryocinèse dans les vertébrés, est visiblement enclin à nier l'existence d'un autre mode de division. D'autres auteurs sont

---

(1) Voir dans FLEMMING : *Zellsubst.*, etc., p. 349 et sqq.

(2) JOHOW : *Die Zellk. v. Chara fœtida*; Bot. Zeit., 1881, p. 729, Taf. VII.

(3) TREUB : Archives néerlandaises, 1880

(4) PFITZNER : *Beobacht. üb. weit. Vorkommen d. Karyokin.* etc., Archiv f. mik. Anat., 1881, p. 132.

plus réservés dans leurs affirmations. FLEMMING après avoir passé en revue et apprécié dans son ouvrage (1) les observations faites à ce sujet conclut en disant : qu'en dehors du cas signalé par RANVIER (2) sur les leucocytes du *Siredon pisciformis* la science ne possède aucun cas certain de multiplication cellulaire par le procédé direct. Les observations de LAVDOWSKI (3) sur les leucocytes des batraciens sont venu confirmer celles de RANVIER. Récemment NUSSBAUM (4) a admis l'existence de la division directe pendant la reformation de l'épithélium de la cornée de la grenouille enlevé par le rasoir. Enfin E. VAN BENEDEN et C. JULIN (5) et SABATIER (6) ont aussi fait mention de ce mode de division. Les premiers affirment qu'ils ont des raisons sérieuses de croire que la multiplication des « spermatomères » de l'*Ascaris megalocephala* peut se faire aussi par voie directe; mais ils ajoutent que leurs observations ne sont pas suffisantes pour leur permettre de se prononcer définitivement sur ce point. Pour SABATIER, à en juger par la teneur d'une note trop succincte, la division directe serait seule en jeu dans la spermatogénèse des décapodes; ce qui est une erreur manifeste, comme on le montrera plus loin.

On le voit, si la division directe s'exerce dans les cellules libres et mobiles, telles que les globules blancs, rien encore ne nous autorise à l'admettre sans conteste pour les tissus ordinaires des animaux. Quant aux plantes, STRASBURGER (7) ne craint pas d'affirmer de son côté que « dans les « végétaux supérieurs la division directe du noyau n'est jamais suivie de « la division cellulaire (8). »

S'il en est ainsi, ce qui se passe dans les arthropodes n'en est que plus digne de fixer notre attention.

La seule indication que nous possédions sur la division directe du protoplasme dans ce groupe, à part la note de SABATIER, nous est fournie par SCHENK (9). Les observations de ce savant ont porté sur les cellules péri-

(1) FLEMMING : *Zells. Kern und Zellth.*, 1882, p. 347 et 354. — Voir aussi sont récent article : *Studien üb. Regener. d. Gewebe;* Archiv. f. mik. Anat., t. XXIV, 1884, pp. 72 à 75, où il donne toute la bibliographie concernant la division directe des leucocytes.

(2) RANVIER : Traité technique d'Histologie, p. 161 et sqq. D'autres auteurs avaient déjà fait des observations analogues; voir p. 75 de l'article de FLEMMING, loc. cit.

(3) LAVDOWSKI : *Mik. Untersuch. einig. Lebensvorgange d. Blutes;* Virchow's Archiv, 1884, Heft 1, p. 86, Taf. V, fig. II, III, IV.

(4) M. NUSSBAUM : Sitzungsb. b. niederrh. Gesell. in Bonn, 1882, pp. 182 et 183, et 1883, pp. 110 et 187.

(5) E. VAN BENEDEN et C. JULIN : Bull. de l'Acad. roy. des Sc. de Belgique, 1884, n° 4, p. 325.

(6) SABATIER : *Sur la spermatogénèse des crust. décap.*; C. R., 9 Fév. 1885.

(7) STRASBURGER : *Ueb. d. Theilungsvorgang der Zellkerne*, etc., Archiv f. mik. Anat., 1882, t. XXI, p. 581.

(8) Lorsque nous parlerons des protistes, nous verrons que chez eux au contraire la cellule se segmente habituellement à la suite du noyau.

(9) SCHENK : *Bildung d homog. Zwischensubst. am Eichen d. Wirbellosen*; Mitth. a. d. embryolog. Institut, Wien, 1882, p. 95.

phériques et sous-membranaires de l'œuf de la *Periplaneta orientalis.* La description et les figures qu'il en donne ne sont malheureusement pas très explicites, comme le fait remarquer Flemming avec raison (1). Nous croyons cependant qu'il faut plutôt les interpréter dans le sens d'une division directe que dans le sens d'une division indirecte, si nous tenons compte de nos propres observations sur les arthropodes; nous avons déjà dit en effet que nous n'avions jamais rencontré de caryocinèse dans leurs tissus différentiés.

Quoi qu'il en soit, l'existence de la plasmodiérèse acinétique ne nous paraît pas douteuse chez ces êtres. Les recherches assez étendues que nous avons faites sur ce sujet nous ont permis de recueillir les exemples les plus démonstratifs de ce mode de division (2). Nous en avons trouvé deux sur la capsule ovarique de la *Gryllotalpa*, trois sur les tubes de Malpighi Pl. I, fig. **7**, ♀ et autant sur l'épithélium intestinal fig. **9**, ♀ de l'*Aphrophora*; enfin un nombre assez considérable sur le même épithélium chez les *Oniscus*, les *Ligia* et plusieurs autres crustacés édriophthalmes.

Les tissus jeunes et en voie de prolifération active peuvent aussi en présenter. C'est ainsi que nous avons rencontré deux cellules de la plaque ventrale de l'embryon de l'hydrophile en voie de segmentation acinétique des mieux caractérisée; l'une d'elles est représentée sur la Pl. I, fig. **11**.

Quant aux cellules testiculaires, ce genre de division y est beaucoup plus commun, et il s'y exécute normalement à une certaine période de leur évolution, du moins chez plusieurs animaux. Chez l'*Asellus aquaticus* et le *Gammarus pulex*, par exemple, les grandes cellules du testicule se multiplient par voie directe, tandis que les petites cellules, issues des premières, subissent la caryocinèse. L'inverse a lieu dans d'autres groupes. Chez le *Crangon cataphractus* les cellules jeunes et volumineuses présentent demagnifiques images caryocinétiques pendant un certain nombre de générations, mais elles semblent ensuite ne plus se multiplier que par voie directe. Enfin chez l'*Oniscus* toutes les cellules sont envahies par la division acinétique; en effet au moment où elles se segmentent avec la plus grande activité on n'y trouve pour ainsi dire, comme nous l'avons vu, que des noyaux étranglés Pl. I, fig. **5**.

Un mot d'abord sur ces divers exemples; nous parlerons ensuite des cellules graisseuses.

---

(1) Flemming : *Zellsubst.*, etc., p. 347.

(2) La manière dont nous nous exprimons dans ces pages indique assez que nous sommes loin de prétendre que toutes les cellules entrent en division après la segmentation du noyau. Il s'en faut en effet de beaucoup qu'il en soit ainsi, car on rencontre souvent des cellules multinucléées dans les tissus des arthropodes aussi bien que dans ceux des autres animaux et des végétaux.

I.

Dans tous les cas que nous venons d'énumérer, les phénomènes de la plasmodiérèse sont fort simples. Ils se résument dans l'apparition d'un étranglement équatorial qui se propage insensiblement jusqu'au centre de la cellule; la plaque cellulaire nous a généralement paru faire défaut(1). Tantôt le sillon progresse régulièrement sur tout le pourtour de la cellule FIG. **9**, ♀ et FIG. **5**, *b*; tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, il s'enfonce plus d'un côté que de l'autre FIG. **2**, **3** et **5**, *a*, et peut même devenir unilatéral.

Nous avons signalé les mêmes phénomènes sur le noyau. La plasmodiérèse ne présente donc rien de bien intéressant sous ce rapport.

Nous appellerons seulement l'attention sur les modifications assez curieuses qui surviennent dans le cytoplasme de la partie médiane des tubes de MALPIGHI de l'aphrophore. Avant la division, la cellule est *monocentre* FIG. **7**, *a*; les trabécules du réticulum rayonnent avec une régularité saisissante du noyau à la périphérie. Mais cette disposition change avec la segmentation du noyau, la cellule devient *dicentre*. Ne dirait-on pas, à l'inspection des cellules *b*, *c*, *d* que les nouveaux noyaux en s'éloignant l'un de l'autre repoussent devant eux les trabécules dirigées vers les pôles, tandis qu'ils étirent fortement celles qui leur sont attachées latéralement? Il en résulte qu'une nouvelle disposition rayonnée sa manifeste à l'entour de chacun d'eux. Ces faits sont faciles à observer sur le vivant. Ils se remarquent d'ailleurs sur les cellules qui resteront multinucléées aussi bien que sur celles qui entreront en division, car on trouve dans les cellules qui possèdent de deux à quatre noyaux autant de rayonnements distincts. La segmentation ne fait pour le reste, comme on peut le voir en ♀, que couper les fils latéraux sans rien changer à la distribution générale du réticulum plasmatique.

La constatation de ces faits nous a paru importante. Ils prouvent à l'évidence que la caryocinèse, et en particulier la formation des asters(2), n'est nullement nécessaire pour amener la création de nouveaux centres dans la masse plasmatique, puisque la segmentation acinétique du noyau suffit pour les produire. Cette influence du noyau est palpable dans les cellules hyalines de l'aphrophore; elle le serait peut-être au même degré sur d'autres objets si les nombreux granules de l'enchylème ne venaient masquer leur réticulum et empêcher l'œil de l'observateur de pénétrer dans leur intimité.

(1) Nous devons cependant faire nos réserves sur ce point au sujet des cellules testiculaires A plusieurs reprises nous avons cru y distinguer une plaque cellulaire analogue à celle des cellules graisseuses. (V. plus loin).

(2) Les asters exercent en effet une influence marquée sur la distribution du réticulum plasmatique, ainsi qu'on le verra dans la *Seconde Partie*.

Mentionnons encore le détail suivant : la fidélité avec laquelle la division des cellules de la *Gryllotalpa* se calque sur l'ancien schéma de REMAK. On y remarque en effet trois étranglements successifs : ceux du nucléole, du noyau et du protoplasme, sans intervention de la caryocinèse.

Les exemples de cytodiérèse acinétique que nous venons de relater méritaient d'être étudiés avec soin; aussi leur avons-nous accordé toute notre attention.

Sans vouloir exagérer les difficultés qu'ils offrent à l'observatoin, il faut avouer néanmoins qu'ils sont moins faciles à constater avec certitude que les cas de division indirecte. Les figures caryocinétiques, plus encore que la teinte foncée imprimée au protoplasme par les réactifs durcissants, par l'acide osmique en particulier, frappent immédiatement l'œil exercé; mais les noyaux et les cellules en voie de division directe ne présentent rien de semblable, aucun caractère particulier ne les désigne à l'observation. Ensuite l'étranglement protoplasmatique, souvent très étroit, se dessine sous la forme d'une ligne peu marquée qui échappe facilement lorsque les cellules se pressent ou se touchent, comme dans les épithéliums. L'étranglement du noyau ne se voit pas non plus sans peine, surtout lorsqu'il a progressé profondément, à cause des granules du cytoplasme(1). Ajoutons à ces difficultés l'impossibilité où l'on se trouve presque toujours de distinguer *sûrement* les deux modes de division lorsque les nouveaux noyaux sont achevés et que les figures caryocinétiques ont disparu; c'est avec raison que FLEMMING (l. c.) allègue cette impossibilité pour mettre en doute certains cas de division directe signalés par les auteurs. Or, la division du protoplasme peut commencer alors seulement aussi bien que plus tôt.

Mais chez les arthropodes ces difficultés sont moins grandes, et d'ailleurs l'observateur peut les vaincre.

D'abord les cellules de ces êtres sont grandes et leurs noyaux volumineux; ceux-ci sont généralement riches en nucléine et se colorent fortement par le vert de méthyle, ce qui les rend encore plus discernables. Les éléments des tubes de MALPIGHI de l'aphrophore, FIG. 7, PL. I, sont transparents. Dans les testicules les cellules sont libres ou le deviennent facilement sans lésion. Les petites cellules testiculaires de l'*Oniscus*, etc. sont plus délicates; il faut les traiter avec beaucoup de précaution pour empêcher leur protoplasme de se désagréger. C'est pourquoi l'on rencontre dans la plupart des préparations une foule de noyaux qui sont mis en liberté et dont l'observation

(1) Ces diverses raisons sont de nature à faire penser que la division directe n'est *peut-être* pas aussi rare qu'on le croit généralement.

est par conséquent des plus facile. La FIG. 4 de la PL. I représente de pareils noyaux. Ici tout doute est écarté. C'est bien par un simple étranglement que le noyau se segmente, on en voit aisément toutes les étapes. Il ne faut pas non plus se donner beaucoup de peine pour constater l'étranglement du noyau et celui du protoplasme dans les grandes cellules intestinales de l'*Oniscus* et des *Ligia*, ou dans celles du canal déférent du cloporte FIG. 1, 2, 3, PL. I. Pour lever toute incertitude dans les cas qui paraîtraient douteux, il suffit de placer ces éléments dans l'acide chlorhydrique au 1000e, ou dans le liquide digestif artificiel (1). L'enchylème se dissout, mais le noyau ainsi dégagé se maintient dans toute son intégrité avec l'étranglement qu'il porte au centre de la cellule, comme on le voit sur la PL. I, FIG. 2. L'inflexion de la membrane nucléaire à l'équateur est rendue plus évidente encore en enlevant la nucléine par un réactif approprié et qui n'y produit pas de gonflement.

Enfin la plasmodiérèse se présente parfois avec des caractères qui sont à eux seuls suffisants pour entraîner la conviction. Il en est ainsi, par exemple, lorsque les deux étranglements sont contemporains, c'est-à-dire lorsque l'étranglement du protoplasme s'exécute avant que celui du noyau ne soit complètement achevé, ainsi qu'on le remarque dans les FIG. 2, 5 et 11 de la PL. I. Si l'on ne rencontrait que des cas analogues à ceux de la FIG. 7, φ, ou de la FIG. 9, *c* où les noyaux nouveaux sont formés et séparés l'un de l'autre avant l'apparition du sillon φ, on pourrait se demander si ceux-ci ne sont pas nés par voie cinétique, mais cette question ne peut plus être posée en présence des cellules qui subissent à la fois les deux segmentations. C'est pourquoi nous avons tenu à en représenter quelques-unes, prises sur divers objets, dans les FIG. 2, 5 et 11. La FIG. 11 provenant de la plaque ventrale d'un jeune embryon d'hydrophile est particulièrement remarquable; elle démontre d'une manière péremptoire que la division acinétique peut s'exercer dans les tissus embryonnaires.

Nous avons vu avec la plus grande clarté la division simultanée dont nous parlons sur deux cellules vivantes du canal déférent du cloporte; l'une de ces cellules a été représentée dans la FIG. 2, après avoir été soumise à l'action du suc digestif artificiel.

(1) *Biologie cellulaire*, p. 94, n° 59. — Voir aussi fig. 41, p. 196 du même ouvrage.

II.

Cellules graisseuses; Pl. VII, Fig. 269—290.

Les cellules du tissu graisseux des arthropodes ont droit à une mention spéciale. Leur plasmodiérèse présente en effet des caractères du plus haut intérêt : elle se fait à la fois *par voie directe et avec l'intervention d'une plaque cellulaire.*

1° *Organisation des cellules.*

Les cellules graisseuses possèdent des aspects variés.

Les unes semblent avoir conservé certains caractères de jeunesse, et sont pauvres en enclaves; nous les appellerons : « cellules jeunes. » Ce sont les cellules péricardiaques (*Pericardialzelle*) de GRABER (1). Les autres sont chargées d'enclaves et paraissent plus avancées dans leur évolution; elles constituent le tissu graisseux proprement dit. Un mot sur ces deux catégories de cellules.

a) Le protoplasme des cellules jeunes, d'apparence homogène, est hyalin ou diversement coloré : en jaune, brun, vert, orangé ou rouge, suivant les espèces, FIG. 269 et 284. Il se creuse ensuite assez souvent de vacuoles et se charge de corpuscules jaunâtres ou brunâtres, irrégulièrement granuleux FIG. 270, 275, etc. L'accroissement ultérieur des vacuoles détermine à leur périphérie l'apparition d'un liséré membranoïde, formé de mailles repoussées et chargées de granules plasmatiques FIG. 276, *v*. Les corpuscules jaunes sont souvent accumulés en sphérules irrégulières et placées au milieu d'une grande vacuole (2). C'est alors que la membranule de celle-ci se marque

(1) V. GRABER : Archiv f. mik. Anat., t. IX, 1873, p 173 et sqq. — GRABER a ainsi nommé ces cellules parce que, d'après lui, elles seraient localisées près du vaisseau dorsal sous la forme de deux lames latérales continues, ou çà et là interrompues. Il est certain que c'est bien là le lieu de prédilection de ces éléments. Cependant nous en avons rencontré ailleurs : par exemple dans le pied d'une *Lepas*, autour du rectum des larves de libellules, etc.

(2) Ces enclaves jaunes, roses, etc. représentent des urates teintés par la matière colorante contenue dans le protoplasme. Les urates sont, comme on le sait, très répandus dans le tissu graisseux des arthropodes et les organes lumineux des lampyres, — qui ne sont probablement qu'une dépendance du tissu graisseux ainsi que LEYDIG l'a avancé le premier. — Ils s'y déposent en cristaux, en sphérocristaux et en concrétions diverses, incolores ou teintés comme nous l'avons dit. Ces corps ont été signalés en 1855 (Archiv f. Anat. u. Phys., p. 464) par LEYDIG qui y est revenu souvent dans ses publications ultérieures; mais leur nature uratique a été constatée chez les lampyres par KŒLLIKER, en 1857 (Monatsb. d. Ak. d. Wiss. zu Berlin). Max WEBER a traité récemment le même sujet (Archiv f. mik. Anat., t. XIX, 1881, p. 610), et il a donné en même temps les caractères microchimiques des urates (p. 612).

Les urates sont peu abondants dans les jeunes cellules, mais leur quantité augmente avec l'âge dans les cellules à graisse. C'est avec raison que GRABER (l. c.) et WIELOWIEJSKI (Zeits., etc., l. c. infra, p. 391) font remarquer l'abondance des produits uratés dans les cellules d'où la graisse a disparu en totalité ou en partie, au moment de la métamorphose en insecte parfait; nous avons constaté le même phénomène chez plusieurs papillons (*Pieris*, *Chelonia*, etc.).

avec le plus de netteté FIG. **275**, **276**, **288**, *e*; elle ressemble parfois à s'y méprendre à un mince cordon protoplasmatique, ou encore à une plaque cellulaire en formation. Les enclaves graisseuses sont rares dans ces cellules; cependant nous en avons vu çà et là quelques-unes, principalement dans les larves. WIELOWIEJSKI (1) en a vu également dans la *Corethra plumicornis*. Ce fait n'a d'ailleurs rien de surprenant, ces éléments étant destinés à devenir des cellules graisseuses.

C'est avec raison que GRABER a signalé comme un caractère particulier de ces cellules, de présenter un nombre indéterminé de noyaux; on en compte en effet de 1 à 20 et davantage. WIELOWIEJSKI a fait une observation analogue dans le diptère précité. Nous verrons que le nombre des noyaux dépend du moment auquel s'exécute la plasmodiérèse. Ces noyaux sont toujours de petite dimensions. Leur filament nucléinien est minime et pauvre en nucléine; en outre il est assez fréquemment ramassé en pelote au centre du noyau (*Kernkörperchen* de GRABER), et alors la portion protoplasmatique réticulée se montre à la périphérie avec une netteté remarquable, comme il est aisé de s'en assurer sur le géotrupe, l'éristale, etc., FIG. **289**, *x*.

b) Le tissu adipeux proprement dit comprend deux sortes d'éléments : les cellules à graisse et les cellules jaunes intercalées (*eingesprengte Zellen* de GRABER) (2).

Les cellules à enclaves graisseuses sont connues. Nous ferons seulement remarquer les grandes variations qui existent entre elles, non seulement d'une espèce à l'autre, mais dans le même individu. Ici elles sont petites, là elles sont volumineuses. Le noyau est sujet aux mêmes fluctuations. Tantôt il est identique à celui des cellules jeunes, tantôt il prend des dimensions considérables, et son boyau devenu très épais se strie visiblement (3). Certaines cellules se divisent encore, tandis que d'autres paraissent définitivement fixées et étrangères à ce phénomène. Nous reviendrons sur ce point dans le 3° en parlant de la constitution du tissu lui-même.

Au milieu des cellules précédentes on rencontre chez la plupart des arthropodes de grandes cellules jaunes interposées, isolées ou groupées de diverse manière FIG. **282** et **283**, et qui sont en continuité organique avec elles, ainsi que nous l'avons constaté bien des fois (4).

---

(1) H. RITTER V. WIELOWIEJSKI ; Zool. Anz., 1883, p. 322.

(2) GRABER : L. c., p. 178 et 180.

(3) Fig. 55 de la *Biologie*.

(4) Cette continuité n'est pas douteuse. WIELOWIEJSKI (Zeits. f. wiss. Zool., t. XXXVII, 1882, Pl. XXIV, fig. 39) a représenté la liaison d'une cellule jaune avec un massif graisseux; mais si nous comprenons bien ce qu'il dit à propos des « bindegewebige hyaline Stränge » nous différons d'avis sur la nature de cette liaison.

Les cellules intercalées sont riches en protoplasme réticulé. Elles renferment un nombre considérable de très petits granules colorés et parfois aussi une grande quantité de bâtonnets incolores (cristaux d'urates?) qui sont logés dans les mailles FIG. 282. Leur noyau est volumineux et contient un boyau d'une certaine épaisseur, à circonvolutions nombreuses et riches en nucléine, mais généralement dépourvues de striation, FIG. 283. Il n'est pas rare de trouver de ces cellules en voie de segmentation.

2° *Origine de ces divers éléments.*

A notre avis (1), les cellules du tissu adipeux proprement dit proviennent des cellules plus jeunes des lames dorsales ou des massifs semblables, car tous ces éléments sont reliés par des prolongements cellulaires et l'on trouve toutes les transitions de l'un à l'autre. Quant aux cellules péricardiaques il est naturel de les considérer comme un résidu du tissu embryonnaire (2) qui continue à pulluler à l'instar des leucocytes, ou dont l'évolution ne s'achève qu'avec lenteur : on les trouve encore en effet dans beaucoup d'insectes parfaits. Il nous est arrivé cependant de ne plus rencontrer ce tissu, par exemple dans l'abeille xylocope où les derniers massifs s'étaient transformés, à ce qu'il nous a semblé, en cellules jaunes.

3° *Constitution du tissu graisseux en général.*

La disposition histologique des éléments est la même dans le tissu jeune et dans le tissu adipeux. Cette disposition est assez singulière et a été remarquée par tous les observateurs depuis LEYDIG. Il est rare que les cellules, ou les massifs, en soit libres et isolées. Cela se voit cependant; GRABER en cite plusieurs exemples, et nous avons nous-même constaté cette particularité sur les larves de certaines galles, sur la *Lepas anatifera* et sur quelques lépidoptères. Mais habitullement les éléments y sont reliés par une portion plus ou moins étendue de leur surface : tantôt sous la forme d'une cloison ordinaire, tantôt sous celle d'un prolongement, d'un col cellulaire

(1) Les opinions ont été partagées sur cette question. Comme on le voit, nous adoptons l'opinion de BÜTSCHLI (Zeits. f. wiss. Zool., t. XX, p. 558, Pl. XXVII, fig. 43) et de CLAUS (Ibid., 1875, p. 266, Pl. XIV, fig. 10, S.Z.). BÜTSCHLI considère en effet la plus grande partie des cellules péricardiaques comme des cellules graisseuses encore peu développées; aux yeux de CLAUS la plupart des mêmes éléments appartiennent au tissu graisseux, seulement il leur attribue, à tort peut-être, une fonction spéciale.

(2) D'après E. MECZNIKOW (Zeits. f. wiss. Zool., t. XVI, 1866, p. 451 et 461, Pl. XXIX, fig. 28, *d* et 28, A, Pl. XXX, fig. 29 et 30, *c. a*), les premières cellules graisseuses de l'*Aphis rosæ*, d'abord peu nombreuses, forment bientôt par leur multiplication deux lames ou massifs de cellules serrées le long de l'*Urthorax*. C'est de là que le tissu adipeux se répand ensuite partout (Pl. XXXI, fig. 46, *c. a*). Il représente les mêmes massifs latéraux chez le géophile (Ibid., 1875, t. XXV, Pl. XX, fig. 8, *c. a*). S'il en est ainsi, rien de plus naturel que de considérer les deux lames latérales de cellules péricardiaques comme un restant des deux massifs primitifs.

plus ou moins allongé. Or *une observation attentive fait découvrir au milieu de ce dernier un reste de la cloison primitive qui est née au moment de la division des cellules*, FIG. 269 et 290(1). Ces prolongements appartiennent donc moitié par moitié aux deux cellules qu'ils unissent; ils ne sont nullement des bras de tissu conjonctif, ainsi que l'ont pensé la plupart des auteurs qui en ont parlé sans faire mention de la cloison médiane. En outre les éléments sont ordonnés de manière à constituer un ouvrage treillissé dans les travées circonscrivent des espaces lacunaires ou méatiques de grandeur et de forme variées, FIG. 290, *i*.

Ces travées elles-mêmes sont de nature différente, ce sont :

a) De simples cellules (FIG. 55, *Biologie*);

b) Des séries linéaires de cellules individualisées et placées bout à bout, comme celle de la fig. 283; ou enfin,

c) Des massifs cellulaires plus ou moins complexes FIG. 285, 289, 273. Pour être compris en parlant de la division cellulaire, nous sommes obligé de dire quelques mots sur la constitution des travées de cette dernière catégorie.

La manière dont les auteurs on envisagé cette constitution est loin d'être concordante. La plupart des observateurs les considèrent avec LEYDIG (2) comme des fusions de cellules, des *syncytium*; telle est encore l'opinion récente de WIELOWIEJSKI (3) et de EMERY (4). Lorsqu'ils remarquent dans ces massifs la délimitation en territoires cellulaires, ils voient dans ce fait le maintien de l'organisation primitive : les cellules ne se sont pas encore fusionnées. GRABER est le seul à notre connaissance qui ait émis un avis différent (5). Pour lui, il est vrai, toutes les travées sont également constituées par une masse protoplasmatique unique renfermant un certain nombre de noyaux; mais cette masse n'emprunte pas son origine à une fusion cellulaire, elle représente une cellule dont le noyau originel s'est seul divisé : en un mot les travées sont à ses yeux des cellules multinucléées.

Il n'est point douteux pour nous que l'opinion de GRABER ne soit conforme à la réalité : il n'y a point de *syncytium*, ces prétendues fusions ne

(1) Voir aussi fig. 55 de la *Biologie*, p. 209.

(2) LEYDIG : Histologie, p. 341.

(3) WIELOWIEJSKI : Zeits., etc., t. XXXII, 1882, p. 394 et passim.

(4) EMERY : Zeits. f. wis. Zool., t. XL, 1884, p. 338 et sqq.

(5) GRABER, l. c., p. 173 et sqq., s'exprime de la manière suivante : les cellules à plusieurs noyaux, dit-il, proviennent des premières cellules à un noyau *durch unvollkommene Theilung in mehrkernige Zellfusionen*. Ce dernier mot fait songer à une fusion cellulaire, mais d'après le contexte il est clair qu'il entend par « division incomplète » la division du noyau seulement, le protoplasme restant indivis et *simulant* ainsi un syncytium.

sont que des *cellules plurinucléées*; seulement GRABER n'a pas observé la division du protoplasme subséquente à celle du noyau.

Cependant cette division existe, et c'est elle qui donne naissance aux massifs multicellulaires. L'existence de ces derniers n'est donc pas un témoin de l'organisation primitive et antérieure à la fusion, elle est au contraire le résultat d'un phénomène postérieur à l'apparition des noyaux multiples au sein d'une cellule unique, c'est-à-dire de la *plasmodiérèse* d'une cellule multinucléée.

Ces deux sortes de travées : les cellules multinucléées et les massifs multicellulaires existent dans le tissu jeune FIG. **273**, **285**, **289**; il est même assez étonnant qu'aucun observateur, pas même GRABER qui avait si bien observé et interprété les cellules à plusieurs noyaux, n'ait signalé l'existence de ces dernières travées au milieu des cellules péricardiaques.

Elles existent également dans le tissu à graisse. On ne trouvera d'ailleurs pas étrange que des cellules multinucléées se remplissent d'enclaves graisseuses avant la division de leur protoplasme, si l'on songe que les cellules embryonnaires(1) en élaborent déjà. A cinq ou six reprises différentes nous avons trouvé également des globules de graisse dans des cellules jeunes et uninucléées qui étaient comme jetées au milieu d'autres dont le protoplasme était resté homogène.

Nos observations nous permettent d'affirmer que les cellules multinucléées sont beaucoup plus fréquentes dans les jeunes larves que dans l'adulte. WIELOWIEJSKI dit aussi (2) que dans les massifs de l'organe phosphorescent de la *Lampyris noctiluca* il n'est pas parvenu à saisir la limite des cellules chez la larve, tandis qu'il a constaté cette limite chez l'adulte. Pour dire toute notre pensée, nous croyons que l'on a souvent regardé comme des syncytium — cellules multinucléées — des massifs pluricellulaires. La distinction des éléments est assez difficile à percevoir au milieu des enclaves graisseuses, surtout lorsque les cellules sont petites comme dans certains lépidoptères; en outre, à moins que les préparations ne sont bien fixées, les manipulations elles-mêmes opèrent la fusion. En exposant des matériaux frais et délicatement dissociés sur le porte-objets aux vapeurs d'acide osmique, et en variant les médiums : la liqueur de RIPART, l'acétate de potassium, la glycérine aqueuse, la potasse diluée, etc. (3), nous sommes généralement parvenu

(1) Voir MECZNIKOW, l. c. — GANIN (Zeitsch. f. wis. Zool., t. XIX, 1869, p. 411. — F. SPANGENBERG, Zeitsch., etc., t. XXV, 1875, Supp., p. 25.

(2) WIELOWIEJSKI : Zeits. l. c., p. 371.

(3) En employant la potasse diluée ou un autre dissolvant des urates, on éclaircit la préparation et l'on rend les cellules plus distinctes.

à constater l'individualité des cellules des travées graisseuses chez les animaux adultes. Nous sommes loin cependant de nier l'existence permanente des travées à noyaux multiples. Pourquoi une cellule multinucléée ne pourrait-elle pas rester telle toute sa vie? La plasmodiérèse de ces cellules n'est nullement un phénomène nécessaire.

Quoi qu'il en soit, les cellules multinucléées peuvent entrer en division. Il en est de même des éléments des massifs multicellulaires de récente formation qui en dérivent; ils continuent à se segmenter, mais avec moins d'activité.

A côté de ces travées il en existe d'autres qui s'en distinguent par certains caractères indiquant la fin de l'évolution. Les cellules en sont généralement plus grandes, plus gorgées d'enclaves, surtout d'enclaves uratiques, et elles ne possèdent qu'un noyau. Celui-ci a acquis un volume considérable et son boyau nucléinien se fait remarquer par son épaisseur et parfois par sa striation (1). La segmentation s'arrête dans ces cellules ou ne s'y exerce plus que de loin en loin, et pour ainsi dire à l'état sporadique comme dans les tissus adultes.

Ainsi en résumé, les travées que nous avons appelées - massifs cellulaires - sont de plusieurs sortes, elles sont formées par :

a) Des cellules multinucléées où la plasmodiérèse pourra s'effectuer, à parler d'une manière générale;

b) Des agrégats de cellules encore jeunes et capables de division;

c) Enfin des agrégats semblables, mais dont les éléments ont parfait leur évolution.

4° Plasmodiérèse des cellules graisseuses.

Nous venons de dire que les divers éléments du tissu graisseux peuvent se multiplier aussi longtemps que leur évolution n'est pas achevée (2). Or,

A. Ces éléments *se multiplient par voie acinétique*. Nous avons vu en effet dans le chapitre précédent que leurs noyaux ne font que s'étrangler, et

(1) *Biologie*, fig. 55. Comme on le voit, le noyau subit des modifications remarquables pendant l'évolution tissulaire. Dans les cellules jeunes le noyau frappe l'observateur par sa petitesse autant que par la minceur et la pauvreté en nucléine du filament tortillé. Mais dans le cours de la différenciation il acquiert de grandes dimensions; en outre son boyau s'épaissit visiblement et la nucléine y devient abondante. Cependant dans les cellules hyalines, déjà volumineuses, et dans les cellules jaunes le boyau n'est pas encore strié, c'est seulement au sein des cellules graisseuses typiques qu'il acquiert çà et là cette structure particulière. Cette évolution de l'élément nucléinien est des plus intéressante. Nous y trouvons la confirmation de notre manière de voir concernant l'origine des disques nucléiniens qui produisent la striation du boyau (*Biologie cellulaire*, p. 232).

(2) Loin de nous la pensée d'affirmer que cette multiplication soit très active ; elle paraît au contraire se poursuivre avec lenteur, et ne se produire qu'à des intervalles de plus en plus longs avec l'âge.

nous avons dit également que nous n'avions pu y rencontrer un seul exemple de caryocinèse, FIG. 278, 281, 282;

B. Leur plasmodiérèse *s'exécute à l'aide d'une plaque cellulaire*. Cette seconde partie de notre thèse demande des explications et des preuves.

La formation d'une plaque cellulaire à l'issue de la caryocinèse est un fait démontré chez les végétaux. Elle a été mentionnée également dans quelques cas chez les animaux (1). En outre on connait depuis longtemps dans le règne végétal des exemples de division se faisant avec le concours d'une plaque qui surgit indépendamment des phénomènes caryocinétiques. Cela se voit généralement dans les cellules à noyaux nombreux des algues et des champignons : par exemple lors de la formation de la columelle à la base du sporange des mucorinées, ou de l'apparition des cloisons mycéliennes (2). Il en est ainsi encore dans le sac embryonnaire d'une foule de végétaux. Nous savons en effet, surtout depuis les travaux de STRASBURGER, que les plaques cellulaires s'établissent au sein du protoplasme de cette grande cellule multinucléée sans le concours du fuseau, la caryocinèse ayant cessé de s'y manifester, du moins en beaucoup d'endroits. Mais nous ne croyons pas qu'on ait signalé jusqu'ici un fait semblable dans le règne animal.

a) *Apparition de la plaque cellulaire.*

Cependant, à part l'absence de caryocinèse préalable, les choses se passent dans le tissu graisseux des arthropodes comme dans l'endosperme des végétaux. Non seulement la plaque s'y forme dans le protoplasme au repos, mais elle y apparait également à des moments différents. Ici elle s'établit à la suite de la première segmentation du noyau; après que les deux nouveaux noyaux se sont séparés l'un de l'autre, on voit se dessiner entre eux une ligne un peu sombre, premier indice de la plasmodiérèse, FIG. 271, 272, 287 et 288. Ailleurs son apparition est considérablement retardée. Le noyau continue à s'étrangler pour donner naissance à des cellules multinucléées, sacs embryonnaires en miniature, FIG. 284, 290. Mais à un moment donné ces cellules subissent la segmentation, et la manière dont celle-ci s'y poursuit rappelle toutes les particularités de la formation de l'endosperme. Tantôt la segmentation est simultanée : de nombreuses plaques se forment entre tous les noyaux, qui divisent la cellule-mère en autant de cellules uninucléées FIG. 270 et 273, 285, *B* et 290; tantôt, et ce cas est fréquent, la

(1) Voir plus loin la *Plasmodiérèse cinétique*.

(2) Comme nous avons essayé de le démontrer dans nos *Recherches anat. et phys. sur les Champignons*, 1870; Pl. IV, fig. 1 et 2, Pl. III, fig. 4.

segmentation est à la fois simultanée et successive. La cellule-mère se partage d'abord en deux ou plusieurs cellules qui possèdent encore des noyaux nombreux, puis la division s'achève peu à peu dans chacune d'elles, FIG. **269**, ζ, **274**, **285**, *A*.

Peut-être ces phénomènes de multinucléarité se répètent-ils dans le tissu graisseux. Mais il nous paraît certain aussi que la division binaire se continue pendant un certain temps dans les éléments uninucléés ainsi formés. La comparaison entre les deux tissus nourriciers des végétaux et des animaux se maintient donc jusque dans les détails.

b) *Mode de formation de la plaque; sa constitution.*

En général les premiers rudiments de la plaque cellulaire apparaissent *au centre de la cellule, loin des bords, et avant qu'aucun indice d'étranglement ne se manifeste dans le cytoplasme*. Ils se dessinent sous la forme d'un disque mince dont le diamètre est d'abord assez restreint, mais qui bientôt s'élargit et s'étend de tous côtés pour gagner la périphérie de la cellule, ainsi qu'on le remarque dans les FIG. **269**, ζ, **274**, **285** et **290**.

La manière dont la plaque se joint à la membrane cellulaire est variable. Ou bien elle s'unit en ligne droite avec elle FIG. **275**, **276**, **283**, **285**, *pc*; ou bien elle se bifurque et s'infléchit à la fois vers le haut et vers le bas pour ne la rencontrer qu'en des points plus ou moins éloignés. Ce dernier cas est commun, il s'est rencontré dans la plupart des arthropodes examinés; nous l'avons indiqué dans les FIG. **270** à **272**, **277** à **280**, **286**, **288**. Enfin il arrive que, sans se diviser, la plaque se continue obliquement de façon à couper la cellule en deux moitiés fusiformes et allongées FIG. **287**.

Le réseau protoplasmatique de l'endosperme végétal prend à partir des noyaux une disposition rayonnée, très apparente au moment où les plaques cellulaires vont s'y former. Ici ce détail est moins marqué; on n'aperçoit généralement qu'une striation grossière dans les bandes qui séparent les noyaux. Cependant il se révèle avec évidence dans certaines cellules, telles que celle de la FIG. **283**, *a*; les trabécules y rayonnent de tous côtés à partir des noyaux, et c'est à la limite équatoriale des deux rayonnements que la plaque *pc* s'établit.

La plaque est constituée comme dans les végétaux. Elle est formée par un ensemble de trabécules réticulaires du cytoplasme qui s'accentuent et présentent parfois de légers épaississements à leurs points de réunion FIG. **275**, et de granules plasmatiques. Ce sont ces granules qui lui communiquent un aspect sombre et noirâtre lorsqu'ils deviennent nombreux comme dans la FIG. **283**, *pc*. Au commencement les trabécules de la plaque sont à

claire-voie et difficiles à distinguer (1), mais elles se multiplient rapidement et constituent bientôt un lacis serré. On peut croire que cette multiplication est due à la fusion des granules albuminoïdes interposés et à leur transformation en filament plastinien. Pour dégager ce réticulum des granules, et le rendre plus apparent, nous avons trouvé utile de laisser séjourner les préparations bien fixées dans la glycérine aqueuse ou dans l'eau chargée de traces de potasse, FIG. **283**, *pc'*.

Rappelons que ces plaques ont une ressemblance tellement grande avec les minces cordons protoplasmatiques qui séparent deux vacuoles ainsi qu'avec le liséré périphérique qui limite l'auréole des enclaves, qu'il serait difficile dans bien des cas de les distinguer, FIG. **275**. Il y a plus, nous croyons que ces dernières productions peuvent devenir partie constituante de la plaque et que les vacuoles jouent éventuellement un rôle plus ou moins important dans la formation des nouvelles membranes. Certes la plaque s'établit souvent dans des cellules dépourvues de vacuoles : témoins les FIG. **273** et **285**, ou en dehors de celles-ci dans les cellules qui en renferment : à preuve les FIG. **275** et **288**, cela n'est point douteux. Mais si ces faits prouvent incontestablement l'indépendance et l'autonomie de la plaque, il ne faudrait se hâter d'en conclure que les enclaves sont toujours étrangères à sa formation. Ne dirait-on pas, en jetant un regard sur les FIG. **276** et **277**, que la partie centrale de la plaque cellulaire est exclusivement constituée par la lamelle qui sépare les vacuoles supérieure et inférieure, et qu'elle n'a eu ensuite qu'à se compléter à la partie périphérique? Or, les images semblables sont fréquentes. Il semble aussi parfois que la nouvelle membrane s'établit de préférence dans le liséré vacuolaire en laissant en dehors la membrane de la cellule-mère avec une certaine portion de son protoplasme. Mais il est difficile de se prononer sur ce dernier point, précisément à cause de la ressemblance des branches incurvées de la plaque avec la membranule des vacuoles. Ces phénomènes n'offrent d'ailleurs rien de singulier, étant donnée l'identité de constitution de ces deux sortes d'éléments.

c) *Différentiation de la plaque en membrane permanente.*

Quoi qu'il en soit de la participation éventuelle des vacuoles à la naissance de la plaque cellulaire, celle-ci, une fois établie, ne tarde pas à se transformer en membrane véritable. En soi cette transformation n'a rien de remar-

---

(1) Les jeunes plaques se reconnaissent surtout grâce à leurs granules. Or ceux-ci se dispersent facilement dans le cytoplasme, aussi facilement que chez les algues et les champignons, sous l'influence des réactifs et des actions mécaniques, et alors la plaque passe inaperçue. La plaque doit être étudiée sur des objets vivants et sur des préparations délicatement soignées. Nous devrons revenir sur ce point, ainsi que sur les diverses particularités présentées par la plaque cellulaire, dans la Seconde Partie de notre travail.

quable, elle se fait comme partout ailleurs. Les granules protoplasmatiques continuent à se fusionner et à se transformer en plastine ou en élastine; c'est ainsi que l'enchylème se solidifie dans les mailles pour constituer avec les trabécules une mince lamelle résistante, homogène en apparence et à double contour. Cette lamelle est soudée intimement par ses bords avec l'ancienne membrane dont elle ne se distinguera plus désormais, ni par sa constitution organique ni par sa constitution chimique.

Néanmoins cette différentiation est accompagnée de certaines particularités dignes d'être mentionnées. Lorsque la plaque, droite ou oblique, traverse le protoplasme de part en part, elle est utilisée dans sa totalité et la cellule est partagée intégralement en deux ou plusieurs portions; de telle sorte que la membrane de la cellule-mère se retrouve tout entière dans les cellules-filles, et limite ces dernières à l'extérieur FIG. **269**, **275**, **282**, **285**, **287**, **289**, etc. La membrane du sac embryonnaire des végétaux devient aussi partie intégrante des premières cellules-filles qui naissent dans la couche pariétale du protoplasme. Mais quand elle est bifurquée plusieurs cas peuvent se présenter. Parfois les deux branches de la bifurcation se transforment en membrane permanente, et alors une certaine portion de la paroi et du protoplasme de la cellule-mère est séparée des cellules-filles; c'est ce qui s'est fait en *y* dans les FIG. **278**, **281** et **286**. Cette portion *y* disparaît avec le temps, elle est sans doute résorbée par les nouvelles cellules. Il est possible que les choses se passent de la même façon dans la FIG. **280**. La partie *a* de la plaque y est seule différentiée, les arcs *b* étant encore dans leur état primitif. Si ces derniers parvenaient à se transformer en membrane permanente, la large portion *y* serait rejetée comme dans la FIG. **286**; mais nous verrons que cette figure est susceptible d'autres interprétations.

Parfois aussi une seule branche de la bifurcation se différentie nettement *a*, *a'*, FIG. **277**, l'autre s'atrophiant ou se retransformant en protoplasme ordinaire *b*, ou bien persistant sous la forme d'un liséré vacuolaire *b'*. Dans ce cas la portion *y* ne disparaît pas, elle continue à faire partie intégrante des cellules-filles. Enfin dans d'autres circonstances, qui ne sont pas rares d'ailleurs, aucune des branches n'est utilisée, ou du moins les arcs de la bifurcation deviennent inutiles. C'est ce qui a lieu le plus souvent lorsqu'il se fait un étranglement du cytoplasme au niveau de la plaque, comme en φ dans les FIG. **272**, **278** et **279**. Dans la première de ces figures l'étranglement φ est précoce, la plaque n'ayant pas encore subi de différentiation; en outre il est complet et repousse de tous côtés le protoplasme *y* vers les branches de la bifurcation. Sur la seconde, les deux arcs *a* sont transformés en membrane; tandis que de l'autre côté l'étranglement unilatéral φ a déjà accolé en partie la membrane

cellulaire *m* aux deux arcs *b*. Cette fusion est complète dans la FIG. **279** où l'étranglement est également unilatéral. Dans tous les cas, le sillon ♀ fait disparaître, à l'endroit où il se marque, l'anneau triangulaire *y* qui se liquéfie ou se résorbe, et amène la fusion de la membrane de la cellule-mère avec les portions incurvées de la bifurcation, si tant est que celles-ci ne disparaissent pas. Nous rencontrons ici un phénomène analogue à celui que GILSON a décrit dans son mémoire, lorsqu'il a fait voir que la membrane de la cellule spermatique vient s'unir intimement à la membrane du noyau, le protoplasme interposé disparaissant peu à peu, afin de constituer la paroi de la tête des spermatozoïdes.

Pour compléter notre description revenons à la FIG. **280**. En présence de ce qui se passe dans les trois cellules que nous venons d'analyser, il est naturel d'admettre que la portion *y* est destinée à disparaitre, et que la membrane *m* arrivera à se fusionner avec les quatre branches *b* qui ne sont pas encore différentiées. Cette interprétation est plausible, mais il en est une autre qui ne l'est pas moins. Que le sillon ♀ vienne à se souder avec la partie centrale *a* de la plaque, et la division sera achevée sans autre modification. L'anneau protoplasmatique *y* et les branches *b* seront alors incorporés dans les nouvelles cellules. Cette manière d'envisager les phénomènes nous sourit davantage; elle a le mérite de la simplicité, et elle s'appuie également sur des faits connus. Nous savons que dans d'autres circonstances la portion *y* se maintient FIG. **277**, **279** et **288**, et que les arcs rendus inutiles persistent *b'*, ou se fusionnent *b*, dans le cytoplasme. De fait on rencontre fréquemment dans les préparations des cellules comme celle de la FIG. **277**, et comme le seraient celles de la FIG. **280** si la division s'achevait dans le sens indiqué, dans lesquelles on aperçoit des liserés ou bandes plasmatiques assez étendues et assez marquées pour faire songer vaguement à la présence d'une cellule intérieure ou endogénique.

Ainsi, en résumé, lorsque la bifurcation ne se transforme pas en membrane permanente, ses branches disparaissent avec le protoplasme *y*, ou bien elles rentrent avec ce dernier dans le corps des jeunes cellules, suivant la marche de l'étranglement qui parfait la division.

Au premier abord l'inutilisation de la plaque cellulaire et son retour au protoplasme ordinaire peut paraître étrange, mais ces phénomènes ne sont pas sans exemples dans la science. Ils se voient fréquemment dans le sac embryonnaire des végétaux et nous montrerons plus loin qu'ils sont aussi communs dans les cellules testiculaires des animaux.

Il ressort de cet exposé que le rôle de l'étranglement est fort limité dans la plasmodiérèse des cellules graisseuses. Souvent il n'existe pas. Lorsqu'il

existe, il demeure périphérique et insignifiant, car il s'arrête dans tous les cas à l'origine de la bifurcation de la plaque sans en entamer la portion centrale.

D'ailleurs nous avons vu que la plaque s'établit et se différentie au sein du cytoplasme et indépendamment de tout étranglement; la difficulté que l'on éprouve souvent à distinguer sur d'autres objets la plaque du sillon contigu n'existe donc pas ici. Ces faits sont probants : bien que se faisant par voie directe, la plasmodiérèse des cellules graisseuses des arthropodes s'exécute à l'aide d'une plaque cellulaire comme dans les végétaux.

On peut déduire de ce mode de multiplication deux corollaires importants.

a) Au moment de leur formation les cellules du tissu graisseux ne peuvent être isolées, elles se tiennent nécessairement par une large surface correspondant à la plaque cellulaire; b) Les nouvelles membranes sont d'abord simples et communes aux cellules qu'elles ont servi à diviser. Un mot seulement sur ces deux conséquences.

Lorsque les nouvelles membranes ne subissent aucune modification subséquente, les éléments restent unis comme au premier jour et, dans le cas où ils constituent un massif comme dans les FIG. **274**, **282** et **289**, aucun espace intercellulaire ne s'y manifeste. Mais habituellement les cellules se séparent aux angles de réunion qui sont ainsi remplacés par un véritable méat dans le sens des botanistes; ce méat est en effet produit par le *dédoublement des cloisons communes* qui y aboutissent. Dès que ce dédoublement a commencé, la division semble s'être effectuée par étranglement, comme on peut le voir sur la plupart de nos figures. Cette apparence se reproduit dans les tissus végétaux lorsque les méats s'y établissent.

La délamination prend-elle de l'extension, les méats deviennent considérables, semblables à des lacunes, et les cellules ne sont plus réunies que par une minime surface *m*, FIG. **290**. Le tissu est alors treillissé et comme percé à jour.

Il peut arriver aussi que la délamination, au lieu de marcher exclusivement de la périphérie vers le centre, se fasse en même temps sur un ou plusieurs points de la partie interne de la nouvelle membrane; dans ce cas les cellules se tiennent par deux ou plusieurs portions limitées par autant de méats. On trouve en effet de pareilles cellules dans le tissu graisseux, et plusieurs auteurs en ont figuré qui sont rattachées par trois ou quatre prolongements. Des exemples de cette délimination, qu'on pourrait appeler intérieure, se rencontrent également dans le règne végétal.

Ce n'est point tout. Pendant que ce phénomène s'exécute, il arrive souvent que la portion qui joint les cellules s'allonge et s'amincit. Les éléments

sont alors reliés par un col cylindrique *c*, FIG. **269**, encore pourvu de protoplasme et au milieu duquel on retrouve, dans les premiers temps du moins, la cloison séparatrice *m*. A force de s'étirer et de s'allonger, ces cols peuvent devenir filamenteux et prendre un aspect homogène par la disparition de la cloison et la fusion des granules; ils deviennent ainsi semblables à des trabécules du tissu conjonctif (1).

Tous les stades du dédoublement dont nous venons de parler sont représentés dans la nature. Nous avons déjà dit (2) qu'il se complète parfois pour mettre les cellules en liberté. Il peut se compléter également à l'intérieur d'un massif pluricellulaire qui de la sorte simule un cyste. Alors ce ne sont pas seulement les nouvelles membranes qui se délaminent mais aussi les divers arcs de la membrane de la cellule-mère. La FIG. **281** fera comprendre notre pensée. Que les portions *x* de la membrane primitive viennent à se cliver en même temps que les nouvelles cloisons *c*, et l'on obtiendra une cellule-mère renfermant trois cellules-filles qui sembleront y être nées par voie endogénique.

Lorsque de nouvelles divisions surgissent, les méats, au lieu d'être bordés par des portions de cellules, sont limités par des séries linéaires d'éléments ou des massifs pluricellulaires (3), suivant que la division se prati que dans le même plan FIG. **270** et **283**, ou dans des plans différents FIG. **269**, *z*, **285**, *A*, **290**, etc. Ainsi s'expliquent toutes les particularités de ce singulier tissu qui rappelle si bien par ses allures les parenchymes des végétaux avec leurs variations infinies.

Conclusions.

En présence des faits et des considérations qui sont consignés dans cette Première Partie de notre travail, nous nous croyons autorisé à formuler les conclusions suivantes, sur lesquelles nous aurons d'ailleurs à revenir :

1° *Chez les arthropodes, l'existence de la division directe ou acinétique doit être admise pour le protoplasme aussi bien que pour le noyau;*

2° *Ce mode de multiplication se constate dans les tissus les plus divers, dans les tissus jeunes comme dans les tissus adultes;*

3° *Il y revêt souvent tous les caractères d'un processus normal;*

4° *La plasmodiérèse s'y fait tantôt par étranglement, tantôt à l'aide d'une plaque cellulaire comme dans les végétaux;*

5° *Enfin dans le testicule la division directe peut s'exercer concurremment, ou successivement, et alterner avec la division indirecte.*

(1) Voir plus haut, p. 234.
(2) P. 234.
(3) P. 234 et 235.

SECONDE PARTIE.

DIVISION INDIRECTE OU CINÉTIQUE.

Bibliographie.

1° O. Bütschli : a) *Vorl. Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung*; Zeits. f. wiss. Zool., juillet, 1875, p. 426, où il est question des cellules testiculaires de la *Blatta* (1). — b) *Studien über die ersten Entwicklungsvorgange der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*; Francfurt a. M., 1876; daté de nov. 1875.

2° Balbiani : *Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire*; Compt. rend., 1876, t. LXXXIII, p. 831; — et Gazette médicale de Paris, 1876, p. 565.

3° Mayzel : a) *Recherches sur le mode de division du noyau;* Gazeta lekarska, n° 27. Écrit en polonais. Nous ne connaissons ce travail (ainsi que le suivant) que par le compte rendu du Virchow's Jahresbericht, 1877, p. 27, et celui du Jahresb. de Hoffman et Schwalbe, t. V, p. 36. — b) *Sur la division du noyau des Liparis et autres sphingidés*; Publications de la société des méd. et des natur. polonais, Cracovie, 1881, n° 5, juillet. Hoffman's und Schwalbe's Jahresber., t. X, 1882, p. 24.

4° Grobben : Arbeiten aus. d. zool. Institut d. Univers. Wien, 1878, Heft I.

5° Moritz Nussbaum : *Ueber die Veränderungen d. Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung*, etc.; Archiv f. mik. Anat., t. XXIII, p. 155. 1884 (1).

6° Ludwig Will : *Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms b. d. vivip. Aphiden*; Arbeiten der zool. Institut in Wurzburg. Tiré à part, p. 29-33; Pl. I, fig. 10-15, fig. 18 et 21. (Voir plus haut, p. 217.)

1° Bütschli, en 1876, a décrit et figuré Pl. V, fig. 12—15 la division du noyau dans les cellules testiculaires de la *Blatta germanica*, dans deux cellules blastodermiques de la *Musca vomitoria* Pl. VI, fig. 30 et 31, et enfin dans un œuf parthénogénétique d'*Aphis* Pl. XV, fig. 1 et 2.

Dans ses deux publications ce savant fait dériver toute la figure caryocinétique du noyau. Il y distingue, p. 250 de son travail principal, deux parties chez la blatte : le fuseau (*Kernspindel*) et la substance du noyau (*Kernsubstanz*). Celle-ci s'accumule à l'équateur en cheminant à l'intérieur des filaments du fuseau pour constituer la plaque équatoriale (*Kernplatte*), laquelle est formée de bâtonnets allongés et parallèles fig. 12, Pl. V. Ensuite cette plaque se scinde transversalement et donne naissance à deux séries régulières de

(1) Bütschli avait déjà communiqué par lettre, en avril 1875, ses résultats à Strasburger et l'avait autorisé à reproduire dans la 1re édition de son ouvrage : *Zellbildung*, etc., paru en mai 1875, des figures caryocinétiques des cellules testiculaires de la *Blatta*, Taf. VII, fig. 23 et 24.

bâtonnets de moitié plus courts, FIG. 13, qui se portent sans tarder, chacune de son côté, vers les pôles du fuseau FIG. 14 et 15. Là, les bâtonnets se fusionneraient en une masse homogène qui s'organise bientôt en noyau complet. BÜTSCHLI croit, p. 254, que les filaments du fuseau sont repris peu à peu et incorporés par les nouveaux noyaux. Il n'a jamais saisi la moindre trace de plaque cellulaire. Les FIG. 30 et 31 de la PL. VI montrent un fuseau, mais sans indication nette de l'élément chromatique; celles de l'œuf d'aphidien représentent quoique d'une manière indistincte, des couronnes polaires. BÜTSCHLI a signalé les asters dans le cytoplasme.

2° BALBIANI n'a observé la division cinétique du noyau que dans les cellules épithéliales de l'ovaire de la larve du *Stenobothrus pratorum*. D'après lui, le noyau au repos renfermerait des bâtonnets distincts, ressemblant à des bactéries et paraissant formés de granules superposés (1). Au moment de la division ces bâtonnets deviennent plus gros, vraisemblablement par l'agglutination et la coalescence des bâtonnets primitifs. A une phase plus avancée, les bâtonnets forment à l'intérieur du noyau un faisceau lâche et parallèle au grand axe de ce dernier. Ils deviennent alors des baguettes homogènes qui s'étendent dans toute la longueur du *nucleus*; mais bientôt chacune d'elles se rétrécit, puis se coupe en deux moitiés. Aux pôles les éléments se fusionnent en une masse homogène qui se creuse de petites vacuoles; une membrane devient perceptible à la périphérie et, à l'intérieur de cette enveloppe, la masse se résout en ces mêmes corpuscules bacillaires que renfermait le noyau primitif avant la division. Entre temps la cellule se divise par un étranglement qui coupe des fils du fuseau; ceux-ci sont incorporés par les nouveaux noyaux. BALBIANI n'a pas vu d'asters. Malheureusement la note que nous venons d'analyser n'est accompagnée d'aucune planche.

3° Dans son travail de 1876, MAYZEL parle de la caryocinèse des cellules testiculaires de la blatte. Il y décrit la plaque équatoriale (*Kernplatte*) comme étant formée de corpuscules ou de bâtonnets parallèles qui, dans cet objet, semblent n'être que des épaississements des filaments du fuseau. A cette époque MAYZEL n'a pas vu d'asters dans le protoplasme polaire. En 1881 le même auteur s'occupe de la division cinétique du noyau des cellules testiculaires des chenilles de *Liparis* et de quelques sphingidés. Après avoir fixé les objets par l'acide chromique ou la liqueur de KLEINENBERG, il les colore par l'alun carminé. En employant cette méthode il arrive aux résultats suivants :

Le noyau quiescent renferme un réseau chromatique, mais qui n'est pas nettement dessiné.

(1) A notre avis, les bâtonnets de BALBIANI ne sont que les anses du boyau, dont il n'a aperçu les retours ni la liaison, et ses granules superposés ne sont que de simples renflements du même boyau. V. plus haut, p. 200.

Au commencement de la division on voit apparaître la forme pelotonnée (*Knauel*).

Le filament chromatique forme le fuseau et la plaque équatoriale : celle-ci se compose de bâtonnets courts et trapus, anguleux ou arrondis, au nombre de 20 à 24.

Bientôt la plaque équatoriale se divise transversalement en deux portions qui s'acheminent chacune vers un pôle.

Les asters apparaissent de bonne heure.

4° GROBBEN ne fait que représenter, PL. III, FIG. 17, une figure caryocinétique — sans doute une couronne équatoriale à bâtonnets recourbés — dans une cellule spermatique de l'*Astacus leptodactylus* (crustacé).

5° M. NUSSBAUM esquisse brièvement p. 203, et figure PL. XI, FIG. 53-57, quelques étapes de la caryocinèse dans les mêmes cellules chez l'*Astacus fluviatilis*. D'après lui les filaments chromatiques du noyau au repos sont très anguleux et renferment des granules isolés (renflements du boyau). Ces filaments s'écartent l'un de l'autre et s'ordonnent au centre d'un fuseau (1) dont les pôles sont munis d'asters; ils sont distribués sur toute la section transverse du fuseau. Les bâtonnets de l'équateur se divisent; mais NUSSBAUM est plutôt porté à y admettre une division longitudinale parce que, dit-il, les éléments qui en résultent sont plus minces (FIG. 55) que les anciens. Ces nouveaux éléments se retirent ensuite vers les pôles, en même temps que les asters disparaissent. Enfin la cellule se divise par un étranglement qui vient couper le fuseau.

6° Le travail de L. WILL a déjà été analysé à la p. 217.

R. HERTWIG assimile d'une manière générale (2) la caryocinèse des insectes à celle de l'*Actinosphærium Eichhorni*. Or voici d'après lui ce qui se passe chez ce protiste.

Au moment de la division nucléaire le nucléole se bossèle, puis se résout en granules chromatiques qui se répandent dans tout le noyau. Alors apparaît une striation longitudinale qui est due à la présence de cordons achromatiques renfermant à leur intérieur les granules précités. Ceux-ci y cheminent pour s'accumuler à l'équateur sous la forme d'une bande, étroite d'abord : TAF. I, FIG. 23 et 24; TAF. II, FIG. 4 et 5, mais dont la

---

(1) NUSSBAUM résume en une phrase toutes les phases de la caryocinèse jusqu'à la couronne équatoriale : « *Die Faden weichen auseinander und ordnen sich central in einer Spindel* (fig. 54), *von deren Polen feine Strahlungen in das netzformig angeordnete Protoplasma der Zelle ausgehen.* » Il ne parle pas davantage de l'origine du fuseau. Enfin il se tait sur la reconstitution du noyau. Il faut remarquer d'ailleurs que ce n'est qu'en passant que ce savant s'occupe de la caryocinèse.

(2) R. HERTWIG : *Die Kerntheilung bei Actinosphærium Eichhorni*, p. 27, fait cette assimilation sans donner aucun exemple ni aucune figure tirée des insectes. Néanmoins nous avons jugé utile de résumer ici ses idées sur la caryocinèse de l'*Actinosphærium* parce que nous devrons y revenir plus tard.

hauteur augmente par l'accumulation des granules restants pour constituer la plaque nucléaire définitive (*Kernplatte*) : Taf. I, fig. 25; Taf. II, fig. 6, 24 et 25. Cette plaque équatoriale se compose de bâtonnets parallèles, assez longs et contenant de 5 à 7 granules de chromatine superposés et distincts (ventres des bâtonnets pour nous). Bientôt les bâtonnets se divisent en deux par un étranglement médian et les nouveaux éléments de moitié plus courts se rendent aux pôles : Taf. I, fig. 26, 27, 35 et 36; Taf. II, fig. 7, 8, 9, où ils se fusionnent pour reconstituer le nucléole des nouveaux noyaux. Ceux-ci s'achèvent par l'étranglement de la partie moyenne étirée du noyau primitif Taf. I, fig. 32-34, Taf. II, fig 14 et 15, et l'absorption des moitiés correspondantes par chacun des nucléoles. A l'origine les nouveaux noyaux sont donc constitués uniquement par un nucléole entouré d'une mince membrane Taf. II, fig. 16; ce n'est que peu à peu sans doute que, la membrane se soulevant, la zone périphérique claire qui entoure le nucléole dans les noyaux adultes s'établit définitivement Taf. I, fig. 1 et 2.

Résumons les analyses précédentes.

I. Phénomènes de la division.

Ainsi, à en juger par les matériaux que nous avons pu rassembler, la caryocinèse a été découverte dans les arthropodes à peu près en même temps (1) par trois savants : Bütschli, Balbiani et Mayzel, et probablement à l'insu l'un de l'autre; mais ce phénomène n'a été suivi d'une manière complète sur aucun objet.

Un seul auteur, Mayzel (1881), a observé la forme pelotonnée (*Knauel*).

Seul aussi Mayzel a reconnu et décrit une véritable couronne équatoriale, celle à bâtonnets droits.

Si l'on en excepte Nussbaum, qui a présumé l'existence de la division longitudinale, tous les observateurs ont admis la division transversale de la plaque équatoriale.

Les savants qui ont parlé de la reconstitution des noyaux ont admis la fusion des éléments chromatiques à leur arrivée aux pôles; ils ont admis en outre que les filaments connectifs du fuseau sont incorporés par les noyaux.

Personne n'a mentionné l'intervention d'une plaque cellulaire dans la cytodiérèse des arthropodes.

II. Nature des tissus où elle a été observée.

1° La division cinétique du noyau n'a été constatée dans aucun tissu différentié et adulte (2); on l'a mentionnée seulement dans les tissus qui sont en activité formatrice.

(1) La priorité revient à Bütschli, d'après ce que nous avons dit dans la *Bibliographie*.

(2) Voir plus haut, p. 214 et suivantes.

2° Bütschli est le seul jusqu'ici qui ait donné *en vue des phénomènes de la division* des images caryocinétiques tirées des cellules blastodermiques de l'embryon (*Musca vomitoria*); Bütschli et Will ont reproduit quelques figures semblables dans les œufs d'aphidiens. Mais ces figures, nous l'avons dit, sont insuffisantes.

3° Les autres figures, d'ailleurs plus complètes, ont été trouvées dans les organes sexuels en voie de prolifération : dans l'ovaire jeune (Balbiani), dans les testicules (Bütschli, Mayzel, Grobben, Nussbaum).

4° Personne n'en a signalé ni dans les leucocytes, ni dans les tissus en rénovation pendant la période nymphale.

III. Groupes où elle a été constatée.

1° Nous n'avons trouvé aucune indication sur la caryocinèse des arachnides et des myriapodes, ni même sur celle des crustacés, si l'on en excepte un genre de décapodes, le genre *Astacus*. Il est vrai que Balbiani(1) représente, fig. 6, 7, 36, 64, 65 et 66, des noyaux en division, mais il les reproduit uniquement sous la forme de taches blanches, plus ou moins allongées pour se couper, et où il n'y a pas la moindre apparence de corps figurés, ni à plus forte raison de figures caryocinétiques. Nous avons représenté dans la fig. 67 de notre *Biologie cellulaire* une étape de la division indirecte chez une *Tegenaria*. Quant aux myriapodes nous croyons également en avoir publié les premières figures caryocinétiques dans le même ouvrage fig. 36, 100, 116 (2).

2° C'est parmi les insectes qu'on a signalé le plus d'exemples de la division indirecte; néanmoins jusqu'ici ces exemples sont peu nombreux et ils sont loin d'appartenir à tous les groupes. On peut citer seulement quelques genres où ils ont été remarqués : les genres *Blatta* et *Stenobothrus* (orthoptères), *Musca* (diptères), *Liparis* (lépidoptères). La caryocinèse est donc encore inconnue chez les coléoptères, les névroptères, les libellules et les hémiptères (à part les œufs d'aphidiens).

Nous partageons cette seconde partie comme la première en deux Chapitres :

1° Nous parlerons d'abord de la division cinétique du noyau, ou de la *caryocinèse*.

2° Ensuite nous aborderons la division du protoplasme, ou la *plasmodiérèse cinétique*.

---

(1) Balbiani : *Mémoire sur le développement des Aranéides*, Ann. Sc. natur., 5e sér. Zool., t. XVIII, 1873.

(2) Nicolaus Sograf, dans un travail écrit en russe : *Matériaux pour servir à la connaissance du développement embryonnaire du Geophilus ferrugineus et du G. proximus*, Moskou, 1883, représente fig. 20, p. 16, une couronne polaire dans une cellule de l'œuf de *G. ferrugineus*, mais cette figure manque de netteté; on ne saurait dire si le noyau subit la caryocinèse ou s'il se divise comme chez les infusoires.

CHAPITRE I.

LA CARYOCINÈSE OU LA DIVISION CINÉTIQUE DU NOYAU.

Nous ne nous occuperons dans ce travail que de la caryocinèse des cellules testiculaires des arthropodes; les observations que nous avons faites sur les leucocytes et les tissus embryonnaires ou en voie de rénovation nymphale sont trop incomplètes pour que nous puissions en parler avec fruit.

Avant d'aborder l'exposition des faits, disons quelques mots sur la manière dont nous envisageons la caryocinèse dans nos leçons depuis 1880.

Nous n'y admettons que deux phases fondamentales. La première s'étend depuis les premiers mouvements qui se manifestent dans le noyau jusqu'à la formation complète de la couronne équatoriale de FLEMMING (1). Notre première phase coïncide donc avec la *Prophase* de STRASBURGER (2).

La seconde comprend : a) la dislocation de la couronne équatoriale et le nouvel arrangement des éléments qui s'en dégagent : *Umordnung* ou *Metakinesis* de FLEMMING, *Metaphase* de STRASBURGER ; b) le retour des éléments vers les pôles, leur disposition en couronnes polaires et la reconstitution des nouveaux noyaux : *Anaphase* de STRASBURGER, *Dyaster* et *Dispirem* de FLEMMING.

La raison qui nous a porté à réunir en une seule les deux ou trois dernières phases admises par ses savants, c'est qu'elles ne sont pas distinctes l'une de l'autre. La métacinèse ou métaphase n'est en réalité que le premier début de la formation des noyaux nouveaux, puisque c'est alors que les éléments nucléiniens se séparent en deux groupes distincts et destinés chacun, d'ores et déjà, à un noyau déterminé. Si dans certains cas cette séparation se présente avec des caractères particuliers, comme la division longitudinale des filaments, etc., parfois aussi elle s'en montre dépourvue ; il en est ainsi par exemple lorsque les bâtonnets de la couronne ne font que se mettre en mouvement en glissant les uns à côté des autres pour se rendre directement aux pôles. Ici la métacinèse marquerait donc uniquement le *départ* des éléments nucléiniens, les initiales d'un mouvement qui *ne fera que se continuer* pendant la première période de l'anaphase, c'est-à-dire jusqu'à l'établissement de couronnes polaires. Ainsi si l'on voulait maintenir la phase intermédiaire, la métaphase ou la métacinèse, il faudrait, en se plaçant à un point de vue général et embrassant la caryocinèse dans tous les groupes, il

(1) W. FLEMMING : *Zullsubst., Kern und Zellth.*, 1882, p. 195.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen d. indir. Kerntheilung*, pp. 273 et 274 et passim ; Archiv f. mik. Anat., 1884, t. XXIII.

faudrait, disons-nous, l'étendre jusqu'à l'achèvement des couronnes polaires, c'est-à-dire y faire rentrer la forme *Dyaster* de FLEMMING. La troisième phase, ou l'anaphase, serait ainsi restreinte à la dislocation de ces nouvelles couronnes et à la reconstitution du boyau *Dispirem*, et ensuite du noyau tout entier.

Cette manière d'envisager les choses nous paraîtrait plus rationnelle et plus conforme à la marche du phénomène. De même qu'il y a un moment d'arrêt, au moins relatif, après la formation de la couronne équatoriale, de même il y a un moment de repos après l'établissement des couronnes polaires : à preuve la fréquence des ces deux formes dans les préparations, spécialement chez les arthropodes. Ensuite les mouvements qui s'exécutent pendant chacune de ses phases présentent des différences marquées, surtout ceux de la dernière.

La caryocinèse semble donc se dérouler en trois temps, et ce sont ces temps, ou ces étapes, qu'il conviendrait de marquer par les expressions précitées, si l'on croyait nécessaire ou utile de s'en servir. En français elle ne sont ni nécessaires ni utiles. On dirait aussi bien, et mieux peut-être : première phase, seconde phase, troisième phase; ou encore : formation de la couronne équatoriale, formation des couronnes polaires, reconstitution des nouveaux noyaux. C'est pourquoi nous nous servirons de ces dernières expressions dans le récit qui va suivre. Nous éviterons de la sorte la confusion qui pourrait résulter de l'emploi des vocables métaphase et anaphase dans le sens que nous venons d'indiquer, et différant par conséquent de celui qu'on leur a attribué jusqu'ici. En résumé, nous distinguerons deux phases principales et trois étapes dans la caryocinèse :

A. *Première phase* : elle va jusqu'a la constitution définitive de la couronne équatoriale, point culminant de la division cinétique. — *Prophase* de STRASBURGER — ;

B. *Seconde phase* : elle s'étend depuis la dislocation de cette couronne jusqu'à l'achèvement des deux noyaux, but et fin de la division. — *Métaphase* et *Anaphase* de STRASBURGER —.

Cette seconde phase sera divisée à son tour en deux étapes, basées sur la nature même des phénomènes ou des mouvements qui s'y exécutent, à savoir :

a) *La formation des couronnes polaires.* — Métaphase et première partie de l'*Anaphase.* —

b) *La reconstitution des nouveaux noyaux* à l'état statique. — Seconde partie de l'*Anaphase.* —

I.

Insectes.

Orthoptères, Pl. II, Fig. 15 à 55; Pl. VII, Fig. 262 à 267.

Nous avons étudié la caryocinèse dans diverses sauterelles : le *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor*, la *Locusta viridissima* et une autre grande espèce brune de nos dunes, le *Platycleis griseus*, l'*Ædipoda cœrulea*, l'*Acridium lineola*, etc.; dans la *Forficula auricularis;* enfin dans le *Bacillus linearis.*

Nous choisissons les orthoptères pour point de départ de notre exposition, parce que c'est peut-être dans ce groupe que l'on trouve la réalisation la plus complète du schéma de la salamandre, si l'on fait abstraction de la division longitudinale qui peut faire défaut. Nous parlerons d'abord de la caryocinèse qui se fait suivant ce schéma, en nous réservant de mentionner à la fin de cet article un second type de caryocinèse.

Premier type.

I. Saltatoria, Sauterelles, Fig. 15 à 48.

A. *Première phase de la caryocinèse : formation de la couronne équatoriale.*

On trouve chez les sauterelles, dans des colonies diverses(1), deux sortes de couronnes équatoriales : la couronne à bâtonnets courbés FIG. **24**, et la couronne à bâtonnets droits FIG. **37**. Ces deux couronnes se forment à peu près de la même manière; commençons par la première en prenant pour exemple de jeunes larves du *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor* (2).

1° Nous connaissons le noyau à l'état de repos; la FIG. **15** indique qu'il porte un boyau nucléinien continu. Le premier phénomène qu'on y remarque lorsqu'il entre en activité, c'est un changement dans l'aspect du boyau; celui-ci devient plus distinct, il s'épaissit en se raccourcissant et en élargissant ses anses, FIG. **16**. Ces changements s'accentuent rapidement et amènent la forme pelotonnée définitive qui est représentée dans la FIG. **17**. Bientôt le boyau se scinde par des étranglements successifs. Peu nombreux d'abord FIG. **17**, les tronçons se multiplient sans interruption pour donner naissance, FIG. **18**, aux bâtonnets typiques dont le nombre varie de 12 à 18, suivant les cellules, mais surtout suivant les cystes que l'on considère. Ces bâtonnets sont généralement ondulés ou recourbés, plus rarement droits.

(1) Voir le travail de GILSON.

(2) Nous n'avons pu déterminer avec exactitude à laquelle de ces deux espèces nos larves appartenaient.

Jusqu'ici aucun mouvement particulier ne se manifeste dans le cytoplasme; il a cependant déjà subi des modifications internes, car il se teinte beaucoup plus qu'à l'état de repos sous l'action de l'acide osmique.

Au stade de la FIG **18** les bâtonnets sont jetés pêle-mêle dans le noyau; ils se mettent maintenant en mouvement. Les FIG. **19** et **20** montrent leurs premiers déplacements qu'il est assez difficile de caractériser. On peut dire qu'il s'exécutent à partir de deux points opposés — les futurs pôles — vers le centre, ou plutôt vers la région équatoriale. Ce mouvement commence parfois d'un côté, comme nous le représentons dans la FIG. **20**, mais il se fait aussi des deux côtés à la fois; il n'y a rien de constant à cet égard. Bref, les bâtonnets s'accumulent sur une zone médiane, ainsi que l'indique la FIG. **21**.

Notons que les mouvements précédents peuvent avoir lieu avant qu'on ne puisse constater un allongement sensible du noyau; d'autres fois ils sont contemporains de cet allongement, et l'on trouve même, quoique plus rarement, des noyaux fusiformes où les bâtonnets sont encore très éparpillés, FIG. **35**.

Quoi qu'il en soit on peut dire que c'est vers ce moment que le noyau change de forme; de sphérique il devient elliptique. Le diamètre suivant lequel il s'accroit coïncide toujours avec la ligne qui joint les deux pôles d'où se sont retirés les bâtonnets, FIG. **21**. Ce phénomène ne s'effectue pas non plus d'une manière uniforme. Tantôt, comme dans les FIG. **22** et **35**, le noyau s'effile d'abord à l'une de ses extrémités : ce cas nous a paru fréquent, nous en avons trouvé jusqu'à 5 ou 6 exemples dans une seule préparation; tantôt, FIG, **21**, il s'allonge simultanément aux deux pôles.

L'apparition des asters dans le protoplasme cellulaire coïncide à peu près avec l'allongement du noyau. Les asters s'annoncent par un travail qui se fait dans le cytoplasme polaire et qui a pour premier résultat d'y accentuer les granules de l'enchylème, FIG. **22** et **35** en bas; ensuite les rayons des asters se dessinent dans le réticulum plasmatique. Lorsque le noyau s'allonge d'abord par un pôle, l'aster qui correspond à ce dernier apparaît en premier lieu, comme on peut le voir dans les FIG. **22** et **35**; l'autre ne se manifeste qu'au moment ou le second pôle entre en activité. Les rayons des asters sont moins visibles ici que dans beaucoup d'autres objets; néanmoins on peut constater qu'ils sont constitués par des filaments homogènes et continus. Mais nous traiterons bientôt ce sujet avec plus de détail.

Le caryoplasma subit aussi à ce moment une modification importante; il devient fibrillaire. Parfois cette structure s'indique déjà durant les stades antérieurs des FIG. **17** à **20**, par la présence de filaments délicats plus ou

moins nombreux et anastomosés qui, selon nous, représentent une portion du réticulum normal du caryoplasma. Mais il n'en est pas toujours ainsi, il s'en faut de beaucoup; car le plus souvent on ne découvre dans la masse nucléaire que quelques granules isolés ou un plasma homogène et hyalin FIG. **16**, qui est dépourvu de tout corps figuré, à part l'élément nucléinien.

Mais lorsque le noyau s'étire on y aperçoit toujours une striation longitudinale, première indication du fuseau achromatique. Nous rattachons l'origine de ce fuseau à la portion plastinienne, qui se régularise ou se strie dans le sens de la traction qu'elle subit pendant l'élongation du noyau. En parcourant nos préparations nous avons rencontré des noyaux libres, gisant à côté du cytoplasme d'où l'aiguille les avait dégagés, et dont l'aspect intérieur semblait appuyer cette manière de voir. Un de ces noyaux est représenté dans la FIG. **21**. Sa membrane est intacte : nous nous en sommes assuré par un examen minutieux, et cependant on y voit un faisceau de filaments parallèles, véritable fuseau intérieur et qui ne peut provenir que du caryoplasma. Dans plusieurs cellules semblables à celle de la FIG. **35** où le fuseau futur était indiqué, nous avons également constaté le maintien de la membrane nucléaire. Nous aurons à revenir plus tard sur ces faits que nous devons nous contenter d'exposer pour le moment.

Le stade correspondant aux FIG. **21** et **35** est de courte durée, car bientôt la membrane du noyau se disloque et disparaît comme telle.

Ce phénomène s'effectue dans notre sauterelle d'une manière qui est digne d'intérêt. Souvent en effet il débute aux pôles et se propage insensiblement vers l'équateur; d'où il résulte que sur les noyaux qui n'ont encore qu'un seul pôle d'allongement la membrane demeure visible à la base alors qu'elle a déjà disparu au sommet étiré, FIG. **22**. Nous ne nierons pas la difficulté qu'on rencontre à constater directement ces faits, mais il est une circonstance qui en favorise singulièrement l'observation, c'est l'irruption du cytoplasme à l'intérieur du noyau au moment de la disparition de la membrane. Au sommet du fuseau de la FIG. **22**, on aperçoit les granules polaires s'acheminant le long des filaments et pénétrant dans le corps du noyau jusqu'aux bâtonnets nucléiniens; nous avons vu dans une seule préparation jusqu'à 4 à 5 exemples de ce fait, aussi démonstratifs que celui que nous figurons. A partir de ce moment le fuseau, de hyalin qu'il était, devient plus sombre et plus granuleux. Nous devons ajouter cependant qu'il ne conserve pas longtemps l'aspect qu'il présente dans la FIG. **22**. La plupart des granules se fusionnent en effet dans le sein du noyau; on dirait que ce protoplasme irruptif se transforme en plasma plastinien et homogène, destiné à nourrir le fuseau qui est déjà ébauché.

Pendant que ces mouvements ont lieu les bâtonnets nucléiniens s'orientent dans la zone équatoriale; ils y prennent insensiblement une position radiale, tout en s'éloignant du centre pour se porter vers la périphérie, FIG. **22** et **23**. Là ils se disposent côte à côte et parallèlement, leur courbure s'accentuant et se dirigeant de plus en plus vers le centre du cercle qu'ils occupent. Ainsi naît la couronne équatoriale. Cette couronne est admirable de régularité. Vue d'en haut, elle se présente comme dans la FIG. **25**; son centre est vide de bâtonnets. Vue de profil, FIG. **24**, son aspect varie avec l'installation de l'objectif. Elle apparait d'abord sous la forme de deux lignes parallèles et formées de gros points verts. Mais, en abaissant le tube du microscope, on reconnait facilement que les points correspondants des deux lignes sont reliés l'un à l'autre par un arc de cercle intérieur, également coloré d'une manière uniforme. Ainsi, les éléments de la couronne ont la forme d'un U ouvert à l'extérieur et maintenu dans un plan vertical, une branche en bas, l'autre en haut, FIG. **24**, et les deux lignes de points mentionnées tout à l'heure représentent la coupe optique de l'extrémité flottante de ces mêmes branches.

En même temps que les bâtonnets s'ordonnent en couronne, le noyau continue à s'allonger en repoussant les asters, et le fuseau lui-même s'achève.

En comparant les FIG. **21**, **22** et **35** avec les FIG. **23**, **24** et **36**, *a* on peut se faire une idée assez exacte des changements qui sont survenus dans le fuseau après l'introduction du protoplasme cellulaire; les filaments y sont plus nombreux et plus fortement indiqués. A partir du stade de la FIG. **23** et de la FIG. **36**, *a*, c'est-à-dire à partir du stade qui précède la couronne équatoriale, le fuseau ne subit plus de modifications importantes; on peut le considérer, dans ses traits essentiels, comme complet et définitivement organisé. Cependant nous ne voudrions pas affirmer que le nombre des filaments ne s'y accroît plus jusqu'au retour des batonnets vers les pôles; il est difficile de se prononcer sur ce point, car des fils plus ou moins cachés, ou indistincts jusque-là, pourraient se marquer davantage à un stade ultérieur.

Quoi qu'il en soit, le fuseau que nous considérons est riche en filaments qui se distinguent facilement à cause de leur épaisseur notable. Il en sera ainsi du reste dans les groupes suivants; aussi, peut-on affirmer d'une manière générale qu'il existe peu de cellules qui aient un fuseau mieux fourni et plus marqué que les cellules testiculaires des arthropodes.

Ajoutons un dernier détail : il a trait à la position occupée sur les filaments par les bâtonnets de la couronne équatoriale. Il nous a semblé que le fil achromatique passe à l'intérieur de la courbure des U, les branches de

ce dernier étant appuyées latéralement contre lui, la branche supérieure d'un côté, la branche inférieure de l'autre, comme l'indique la FIG. 24. On voit assez facilement ce détail sur les bords de la couronne où les bâtonnets recourbés se présentent de profil, ou à peu près. Ce qui est certain, c'est que les filaments sont ininterrompus à l'équateur.

2° La seconde sorte de couronne, celle à bâtonnets droits FIG. 36, *b* que l'on rencontre dans certains cystes s'établit de la même manière que la précédente. Les bâtonnets, plus courts dès l'origine FIG. 34, se rassemblent peu à peu dans la zone médiane FIG. 36, *a*, où ils s'orientent en une série circulaire (1) de bâtonnets dressés et dont le grand axe coïncide avec le grand axe du fuseau FIG. 36, *b*. Chacun d'eux est couché sur un filament de ce dernier, et leur nombre est sensiblement le même — 12 à 18 — que dans la couronne à éléments recourbés. Ce nombre coïncide d'ailleurs pour les deux sortes de couronnes avec celui des stades antérieurs FIG. 19 et 34.

On rencontre aussi, surtout chez les acridiens, un autre type de couronne à l'époque où les testicules sont en pleine activité. Les bâtonnets en sont droits également, ou peu s'en faut, mais ils sont disposés différemment. Au lieu d'être couchés parallèlement au grand axe du fuseau comme dans le cas précédent, ils sont placés perpendiculairement à ce dernier; ils sont pour ainsi dire plantés par une extrémité sur les filaments achromatiques dans le plan de l'équateur, FIG. 47 *a*. Détail des plus intéressant! puisqu'il établit une nouvelle analogie entre les cellules mâles des deux règnes. Les couronnes dont nous parlons ont en effet une ressemblance frappante avec celles qui ont été signalées dans certaines cellules polliniques par GUIGNARD (2), STRASBURGER (3) et HEUSER (4); elles n'en sont pour ainsi dire que la copie fidèle. De part et d'autre, l'extrémité qui adhère aux filaments est échancrée ou lobée, comme si le bâtonnet s'y était ouvert en deux, et cette particularité se marque dès les premiers stades de la caryocinèse. On peut s'en assurer en comparant notre figure 46 avec les figures correspondantes des auteurs précités; ces figures montrent que, chez les acridiens comme dans les végétaux, les bâtonnets ont déjà la forme qu'ils affectent au sein de la couronne équatoriale à l'issue de la forme pelotonnée.

(1) On trouve néanmoins des couronnes dans lesquelles quelques bâtonnets (1—3) se voient à l'intérieur de ce cercle, c'est à dire au centre du fuseau.

(2) L. GUIGNARD : *Recherches sur la structure et la division du noyau*, etc.; Ann. des Sc. natur., t. XVII, 1884, fig. 9, 32 et 71.

(3) STRASBURGER : *Die Controversen d. indir. Kernth.*; Archiv f. mik. Anat., 1884, Taf. XIV, fig. 68-69.

(4) HEUSER : Bot. Centralb., 1884, nº 1—5, Taf. II, fig. 34.

Une seule différence se remarque entre les deux sortes d'éléments. Ceux des végétaux sont nettement géminés, tandis que chez les sauterelles le sillon longitudinal n'apparait pas en dehors de l'extrémité lobulée. Malgré cette légère différence, qui est due sans doute à la grande altérabilité des éléments testiculaires, on peut admettre avec STRASBURGER que ces éléments sont en voie de division longitudinale. Celle-ci s'y marquerait de bonne heure, immédiatement après la scission du boyau pelotonné, pour ne s'achever que plus tard, soit dans la couronne équatoriale, soit seulement dans les couronnes polaires comme nous le dirons tout à l'heure.

B. *Seconde phase de la caryocinèse : formation des couronnes polaires et reconstitution des noyaux.*

1° Les couronnes équatoriales se maintiennent assez longtemps ; la preuve en est fournie par leur fréquence même au milieu des préparations. Que se passe-t-il dans ces couronnes? telle est la question qui se pose au début de la seconde phase de la caryocinèse.

En commençant nos recherches nous étions convaincu par les travaux de nos devanciers que nous devions y rencontrer en premier lieu soit la division longitudinale soit la division transversale des bâtonnets. Nous avons dû renoncer à cette idée en présence des faits. Sans doute cette division s'y fait parfois, souvent peut-être, mais sa réalisation ne peut être généralisée; en effet la dislocation des couronnes peut avoir lieu avant sa manifestation, ainsi que nous allons le montrer.

a) Dislocation des couronnes avant la division longitudinale.

On sait qu'il est difficile de saisir les premiers mouvements qui se font dans la couronne équatoriale lors de sa dislocation. Cependant nous avons rencontré dans trois ou quatre colonies plusieurs noyaux où cette dislocation ne faisait que commencer, et sur lesquels nous avons pu suivre toutes les *transitions* (1) reliant la FIG. 24 à la FIG. 26. La première de ces figures montre trois bâtonnets qui se mettent en mouvement; leur courbure s'élargit et ils se dirigent par une extrémité, l'un d'eux vers le bas, les autres vers le haut. L'ébranlement se communique à droite et à gauche dans la couronne et bientôt les bâtonnets sont rangés en deux groupes FIG. 26; ils descendent alors rapidement, chacun sur un filament spécial,

(1) Nous soulignons ce mot à dessein, car, n'étaient ces transitions que l'on observe dans les cellules voisines, la fig. 24 pourrait être interprétée dans le sens d'une couronne qui ne serait pas encore complétement achevée.

vers les deux pôles FIG. **27**. Cette figure et les suivantes, en particulier la FIG. **31**, montrent que le nombre des bâtonnets polaires est de beaucoup inférieur à celui des couronnes équatoriales. A un ou deux près, on peut les compter assez aisément; nous en avons trouvé constamment de 6 à 8 à chaque pôle. Les FIG. **28**, **31** et **33** ont été dessinées avec un soin particulier; nous y avons reproduit tous les éléments que nous avons pu y découvrir en élévant et en abaissant le tube du microscope.

Nous venons de dire que les bâtonnets se rectifiaient pour quitter la couronne. Cette particularité n'est pas constante. On trouve en effet assez souvent des images comme celle de la FIG. **28** où tous les éléments ont conservé leur courbure; celle-ci est alors tournée en avant pendant la descente. En général, ils prennent les formes ondulées les plus diverses durant leur marche; mais on trouve aussi des noyaux dont tous les bâtonnets, rectifiés dès l'origine, demeurent tels à tous les moments jusqu'à leur arrivée aux pôles, FIG. **29**. Rien donc de plus varié que la manière dont s'exécute l'évolution des tronçons nucléiniens.

La couronne équatoriale à bâtonnets érigés peut se défaire de la même façon. Ses éléments se dirigent alors alternativement d'un côté et de l'autre pour se rendre aux pôles en chevauchant sur un filament distinct FIG. **38**.

Il en est de même, chose plus étrange, des couronnes à bâtonnets perpendiculaires. Malgré les indices de division longitudinale qui se marquent dès la fin de la forme pelotonnée, cette division ne s'exécute pas toujours au sein de la couronne. Nous avons en effet constaté plusieurs fois sur des cystes entiers, aussi bien par la méthode de la dissociation que par celles des coupes, que les éléments se rendent aux deux pôles sans avoir subi la moindre modification, FIG. **47**, *b* et **48**, *b*. Cette constatation est facilitée par le volume considérable et la *forme particulière* des bâtonnets autant que par la restriction de leur nombre; grâce à ces particularités on peut les reconnaître et les compter avec assez d'exactitude. C'est ainsi que chez l'*Œdipoda cœrulea* et l'*Acridium lineola*, où le nombre des bâtonnets de la couronne est souvent réduit à 8 ou 10, on ne trouve à chaque pôle que 4 ou 5 de ces éléments FIG. **48**, *b*. En comparant les couronnes équatoriales de la préparation avec ces sortes de couronnes polaires, on acquiert la conviction que celles-ci ne renferment que la moitié des bâtonnets des premières. D'ailleurs, comme nous l'avons dit, les éléments se retrouvent aux pôles avec leur forme caractéristique.

b) Division longitudinale des bâtonnets avant la dislocation.

Sur les jeunes cellules testiculaires du *Stenobothrus* nous n'avons point rencontré d'images d'où l'on pût conclure que la division longitudinale était

en train de s'effectuer. Nous avons été plus heureux en étudiant les couronnes à bâtonnets perpendiculaires et lobés.

Nous avons dit plus haut que les bâtonnets de semblables couronnes peuvent se rendre directement aux pôles, mais il s'en faut qu'il en soit toujours ainsi. Parfois en effet leur division s'achève au sein de la couronne équatoriale; la FIG. **48**, *a* en fournit la preuve. Plusieurs des bâtonnets que cette figure renferme sont déjà séparés en deux moitiés qui se portent chacune vers un pôle différent; sur d'autres bâtonnets les moitiés se tiennent encore, mais par une extrémité seulement; enfin au centre on en voit un où la division ne s'est pas encore effectuée. Nous avons constaté ces phénomènes chez plusieurs acridiens, dans certains de leurs cystes; dans l'*Acridium lineola* nous avons rencontré 7 ou 8 figures semblables à la FIG. **48**, *a*.

Mais la division longitudinale, sans être prise sur le fait, peut être constatée d'une autre façon : par la supputation des bâtonnets des couronnes équatoriales et polaires, et par la comparaison de leur épaisseur réciproque. Témoin la FIG. **44** où l'on compte un nombre considérable de bâtonnets minces dans chaque couronne polaire; tandis que, à l'équateur, les couronnes ne possèdent généralement que de 10 à 16 éléments, mais qui sont épais et trapus. Témoin encore la FIG. **37** que nous avons observée assez souvent chez le *Stenobothrus*. On aperçoit en *a* dans la zone équatoriale de cette figure de nombreux éléments tenus qui proviennent sans doute du dédoublement des bâtonnets de la couronne et qui ont commencé leur acheminement vers les pôles. Nous rencontrerons de semblables images dans les groupes suivants et nous verrons qu'il convient de les interpréter de la même manière. En *b* les bâtonnets sont arrivés à destination et ils s'ordonnent en couronnes serrées, identiques d'aspect avec celles de la FIG. **44**. Les cystes qui offrent ces phénomènes contrastent d'ailleurs singulièrement par leur aspect avec ceux qui renferment des cellules où la division n'a pas eu lieu, ceux qui contenaient les cellules des FIG. **29** et **30** par exemple.

Nous devons mentionner ici une particularité remarquable que nous avons observée plusieurs fois chez l'*Œdipoda cœrulea* et chez une locuste des dunes.

Au moment où la dislocation de la couronne s'effectue, soit avant soit après la division longitudinale(1), les bâtonnets, au lieu de suivre leur marche habituelle vers les asters, se jettent de côté en formant deux groupes, l'un à gauche l'autre à droite de la couronne FIG. **39**. Là ils s'orientent plus ou moins en continuant leur marche latérale et en entraînant avec eux les filaments du

(1) Nous n'avons pas rencontré parmi les figures que nous allons expliquer d'image décisive au point de vue de la division équatoriale.

fuseau sans cependant les détacher des pôles. C'est ainsi que ce forment les singulières images que nous reproduisons dans les FIG. **40**, **41** et **42**. Au lieu de se trouver sur la ligne qui joint les pôles ou les asters, les bâtonnets sont ici placés sur la perpendiculaire à cette ligne, c'est-à-dire dans une situation diamétralement opposée. Quant au fuseau il est ouvert de force, dirait-on, et partagé en quatre arcs ou faisceaux à peu près égaux et reliant de chaque côté les bâtonnets aux asters *a*. L'aspect de ces faisceaux varie beaucoup : ils sont droits ou courbes, à courbure tournée en dedans ou en dehors, comme on peut le voir dans les figures précitées. Ces variations sont dues sans doute à une différence dans la traction subie par les divers arcs, et aussi peut-être à une inégalité dans la pression exercée sur eux par le protoplasme qui est refoulé latéralement.

Le sort ultérieur de ces images se poursuit aisément. En continuant à s'éloigner les groupes de bâtonnets font prendre à la cellule une forme allongée, opposée de direction à celle qu'elle prend d'ordinaire; mais en même temps les arcs s'applatissent et se rapprochent FIG. **42**, parceque le diamètre vertical de la cellule diminue de plus en plus. Enfin les filaments se rectifient en se séparant des deux pôles primitifs et, la pression du protoplasme des asters aidant, ils sont bientôt rassemblés en un faisceau unique de fils ininterrompus au centre de la cellule, FIG. **43** (1). Arrivées à cette dernière phase nos images, si étonnantes d'abord, ne se distinguent plus par aucun caractère des figures normales, à part l'orientation qu'on ne saurait d'ailleurs deviner sans avoir recours aux asters. Heureusement ceux-ci se maintiennent assez longtemps; on en voit encore un au bas de la FIG. **43**. C'est grâce à leur présence que l'on peut suivre facilement les évolutions successives que nous venons de décrire brièvement (2).

---

(1) La manière dont les filaments du fuseau se comportent aux deux pôles dans cette circonstance semble indiquer qu'ils n'y sont pas soudés ou qu'ils ne s'y terminent point; chacun d'eux passe aux pôles en se continuant de l'autre côté pour former un tour ellipsoïdal complet, et les divers plans qui les contiennent représentent des sections pratiquées suivant le grand axe de l'ellipsoïde formé par le fuseau.

(2) A la suite de ses observations sur une espèce de nématode, l'*Ascaris megalocephala*, E. VAN BENEDEN (Archives de Biologie, 1883, p. 605 — mémoire édité en avril 1884) s'est cru autorisé à poser en thèse générale « que la genèse des globules polaires ne peut être assimilée à une division karyokinétique. » La première raison qu'il apporte à l'appui de cette opinion, et qu'il regarde à elle seule comme décisive, est la suivante : dans toute division cellulaire indirecte le plan suivant lequel s'opère la division est perpendiculaire à l'axe de la figure dicentrique, tandis que dans la formation des globules polaires ce plan passe par l'axe de la même figure. Cet argument perd sa valeur en présence des faits que nous venons de décrire dans les cellules testiculaires des sauterelles; en effet la caryocinèse s'y fait également dans certaines circonstances par le procédé qui, d'après E. VAN BENEDEN, serait caractéristique de la formation du globule polaire de l'*Ascaris* du cheval et du globule polaire en général. Ces faits indiquent que la division qui se fait suivant le plan passant par le grand axe du fuseau, ou la ligne qui réunit les asters, doit être considérée comme un cas particulier de la division cinétique ordinaire.

Arrivés à destination, les bâtonnets, qu'ils se soient divisés ou non, s'ordonnent en couronnes polaires.

On peut voir dans la FIG. 30 la manière dont les bâtonnets rectilignes de la FIG. 29 s'infléchissent et se reploient sur eux-mêmes pour former la couronne de la FIG. 31. Cette couronne, ainsi que celles des FIG. 32 et 33 qui sont vues obliquement, est très régulière et simule dans tous ses détails la couronne équatoriale de la FIG. 25, à part le nombre des éléments qui est ici de moitié moindre, et la largeur de l'espace libre central qui est généralement plus restreint.

Quant aux bâtonnets courts et trapus des couronnes analogues à celles de la FIG. 36, *b*, ils s'ordonnent aussi en étoile, mais sans se courber d'abord, FIG. 38. Il en est de même des éléments échancrés des acridiens. La partie échancrée nous a paru se placer indifféremment soit en bas, c'est-à-dire du côté de l'aster, soit en haut, c'est-à-dire vers l'intérieur du fuseau.

Inutile d'ajouter que lorsque la division longitudinale s'est effectuée avant la descente des bâtonnets, ceux-ci s'ordonnent aux pôles de la même manière, seulement leurs couronnes sont beaucoup plus denses et plus riches en éléments FIG. 44 et 37, *b*.

2° Les couronnes polaires persistent assez longtemps; elles sont en effet communes dans les préparations. Cela se conçoit du reste, car, outre qu'elles doivent s'organiser comme nous l'avons vu, elles doivent aussi subir certaines modifications qui ont pour but la reconstitution du boyau nucléinien, ce qui exige un certain temps.

La première de ces modifications consiste dans la division longitudinale lorsqu'elle n'a pas encore eu lieu. Nous touchons ici à un sujet délicat et nous devons nous contenter de relater les faits observés. Nous n'avons jamais rencontré un cas probant de cette division en dehors des couronnes polaires formées de bâtonnets échancrés; il nous a même plutôt semblé qu'elle n'a pas lieu dans les couronnes comme celles des FIG. 30 à 33, leurs bâtonnets ne faisant apparemment que s'allonger et se souder. Mais il en est autrement des bâtonnets ouverts à une extrémité; ceux-ci se séparent en deux moitiés qui demeurent plus ou moins juxtaposées, la FIG. 48, *b* le démontre clairement. Dans une des couronnes de cette figure la division est achevée, tandis que dans l'autre elle ne se voit encore sur aucun bâtonnet. Nous avons rencontré quatre ou cinq images analogues, trois chez l'*Acridium lineolea* et une ou deux chez l'*Œdipoda cœrulea*. A notre avis, ces images ne laissent point de doute sur l'existence de la division longitudinale aux pôles. Mais cette division se fait-elle dans tous les cas? Cette question est difficile à trancher par l'observation; ce n'est qu'en s'appuyant sur l'analogie que l'on pourrait y répondre affirmativement.

Quoi qu'il en soit, au bout d'un certain temps les couronnes se défont et le boyau se reconstitue. Il n'est pas aisé de suivre cette reconstitution dans tous ses détails. Les bouts libres des bâtonnets se recourbent en haut, c'est-à-dire du côté opposé aux asters, et en dedans FIG. **32** et **33**, en s'allongeant en ligne diamétrale jusqu'à ce qu'ils rencontrent ceux des bâtonnets opposés pour se souder avec eux(1). Nous n'avons jamais vu chez les sauterelles les éléments de la couronne se souder latéralement avec leurs voisins. En *bn* FIG. **32** le boyau est reformé.

Entre temps la portion protoplasmatique du noyau et sa membrane s'élaborent également. Par l'élongation du fuseau les couronnes polaires sont reportées dans le protoplasme granuleux, non loin de la membrane FIG. **30**, **33**, **38**, **43**, **44**, etc. Pendant que le noyau se forme, les granules du protoplasme font irruption dans le fuseau et s'accumulent parfois à l'entour des bâtonnets d'une manière sensible FIG. **33**; mais peu à peu ils s'effacent à partir des couronnes, pour faire place à une auréole hyaline FIG. **32** *an*, à la périphérie de laquelle se dessine bientôt la nouvelle membrane nucléaire FIG. **32** *bn*. Remarquons, en attendant de nouveaux exemples, que cette auréole a une étendue variable. Souvent elle finit à la périphérie des bâtonnets ou du nouveau boyau, et alors la membrane s'établit contre l'élément nucléinien FIG. **45**; cependant nous en avons observé à plusieurs reprises des auréoles beaucoup plus larges, analogues à celles de la FIG. **32** *bn*; on voit qu'ici la membrane naît à une grande distance du boyau. Les faits de ce genre nous paraissent des plus intéressants, car ils montrent clairement qu'il y a dans le noyau une portion protoplasmatique indépendante de l'élément nucléinien et que cette portion se renouvelle à chaque caryocinèse. Nous aurons plusieurs fois l'occasion de revenir sur ce détail; nous y insisterons spécialement en parlant des myriapodes.

Une fois le noyau formé, il grandit rapidement. Le boyau nucléinien, qui avait déjà commencé à s'étendre en s'amincissant pendant les stades antérieurs, s'allonge et se rétrécit de plus en plus pour se répandre dans tout le noyau et suivre son accroissement. Peu à peu il prend l'aspect qu'il a dans les noyaux ordinaires, et passe ainsi à l'état de repos FIG. **45**.

Pendant que ces phénomènes s'exécutent les granules du cytoplasme continuent à faire irruption dans le fuseau, celui-ci prend ainsi insensiblement l'aspect du protoplasme périphérique et en devient une partie intégrante FIG. **32**. La majeure partie du caryoplasma est donc déversée à chaque caryocinèse dans le cytoplasma.

(1) Voir plus loin la reconstitution du boyau dans les arachnides.

II. Cursoria : Forficula auricularis, Fig. 49 à 55.

La caryocinèse des cellules testiculaires de la forficule présente la plus grande analogie avec celle des sauterelles. Au début de l'activité testiculaire, le boyau à l'état de repos des jeunes métrocytes est bosselé et assez irrégulier de forme; ses anses sont nombreuses et serrées. Au moment de la division il se gonfle et se scinde en tronçons qui sont au nombre de 10 à 14. FIG. 49. Ces tronçons, d'abord assez longs et tortueux, continuent à se contracter en s'epaississant de plus en plus, FIG. 50; ensuite leurs contours déchiquetés s'égalissent et leur diamètre devient uniforme sur toute leur longueur, FIG. 51. A cette époque les bâtonnets sont déjà recourbés en U.

Bientôt ces derniers se portent vers la zone médiane du noyau, comme dans les FIG. 21 et 23 que nous connaissons; ensuite ils s'ordonnent en couronne à l'équateur du fuseau déjà tout formé et muni d'asters, FIG. 52 *a*, *c*, Cette couronne est aussi belle et aussi régulière que celle des sauterelles. Elle est vue de profil dans la figure que nous venons de mentionuer. Elle est vue d'en haut dans la FIG. 53, la partie supérieure des bâtonnets étant mise au point; on n'aperçoit donc que cette portion recourbée et fuyant en dedans. On a représenté l'aster supérieur en projection au milieu de la figure. Le lecteur remarquera que tous les bâtonnets sont comme plantés sur une seule ligne circulaire à la périphérie du fuseau; il arrive cependant qu'on en voit un ou deux à l'intérieur.

La portion protoplasmatique du noyau se présente, à l'étape des FIG. 50 et 51, sous la forme d'une masse homogène, très dense et parsemée de granules à peine visibles; il est rare qu'on y aperçoive des traces d'un réticulum, FIG. 51, à droite. Nous n'avons pu saisir le moment précis où le noyau commence à s'allonger, ni celui où la membrane disparait. Lorsque les bâtonnets occupent la zone médiane du noyau, les asters et le fuseau sont formés et la membrane est résolue; toutes les images que nous avons vues à ce stade étaient calquées sur les FIG. 23 et 36.

C'est à dessein que nous rappelons la FIG. 36, car les forficules possèdent, comme les sauterelles, une seconde sorte de couronne, la couronne à bâtonnets droits FIG. 55, et qui naît dans certains cystes comme nous l'avons décrit précédemment; inutile d'insister davantage sur ce point.

Nous nous arrêterons peu également sur les phénomènes de la seconde phase caryocinétique. Il nous a paru que la couronne pouvait se défaire de deux manières. La première étape de l'un de ces modes est marquée dans la FIG. 54 en *d*; on y surprend le premier mouvement des bâtonnets de la

couronne. Deux d'entre eux se mettent en marche au milieu des autres qui sont encore en place; leur courbure s'est effacée en partie. En *e*, ils arrivent aux pôles avec la même forme; mais bientôt ils se recourbent en U pour constituer les couronnes polaires *f*. En résumé, tout se fait ici également comme dans la phase analogue chez le *Stenobothrus*. A côté des cystes réprésentés dans la FIG. 54, on en trouve d'autres dont les couronnes paraissent au contraire subir la division longitudinale, les bâtonnets portant un espace blanc en leur milieu FIG. 51 *a*, *d* et 52*b*. Mais nous ne pourrons interpréter ces figures qu'en parlant du groupe suivant.

Ajoutons encore que nous n'avons point trouvé dans les *Cursoria* des figures semblables à celles de l'*Ædipoda cœrulea*, etc. FIG 46 à 48. Nous croyons que ces sortes d'images y font défaut.

III. Gressoria : Bacillus linearis, Pl. VIII, Fig. 291 à 299.

La forme pelotonnée du bacille linéaire se scinde, comme dans les groupes précédents. en tronçons éparpillés. Le nombre de ces tronçons est restreint; on en compte de 8 à 10 seulement. Ils sont gros et trapus, légèrement atténués aux extrémités et plus bombés d'un côté que de l'autre, parfois plans d'un côté.

Lorsqu'ils s'arrangent en couronne équatoriale leur grand diamètre se place toujours dans la direction de l'axe du fuseau et leur courbure se dirige vers l'extérieur FIG. 291. Nous n'avons pas rencontré d'autre couronne.

C'est dans cette espèce, parmi les orthopthères, que nous avons pu suivre avec le plus de succès les diverses phases de la division longitudinale au sein de la couronne équatoriale. L'objet se prêtait d'ailleurs à ce genre d'observation, les bâtonnets de la couronne étant volumineux, peu nombreux et largement espacés. Exposons brièvement la marche de cette division.

Elle commence à s'indiquer par l'apparition d'un espace blanc au milieu des bâtonnets jusque là uniformément colorés par le vert de méthyle. D'abord peu marqué et limité à la partie centrale, cet espace s'étend bientôt jusqu'aux extrémités, sans les traverser cependant FIG. 292. En même temps qu'il grandit en repoussant le liséré coloré qui l'entoure, une ligne sombre et estompée vient le traverser dans toute sa longueur, et les extrémités du bâtonnet s'aplatissent et se lobent légèrement FIG. 293. Alors le bâtonnet lui-même s'allonge un peu, sans rien perdre de son diamètre, et ses lobules terminaux sont reportés sur les côtés, les uns à droite, les autres à gauche, ainsi qu'on le remarque dans la FIG. 294. Enfin l'anneau coloré se partage en deux fers-à-cheval dont les branches sont tournées vers l'équateur, FIG.

295. Au début les branches opposées se touchent encore çà et là, ou sont unies par un mince filament, mais elles finissent par devenir indépendantes. A ce moment le bâtonnet fait l'impression de porter une croix blanche dont le bras longitudinal réprésente l'espace hyalin primitif, et le bras transversal la ligne de séparation des fers-à-cheval. Voilà les faits, essayons de les interpréter.

La tache hyaline qui prélude à la division est produite par l'émigration de la nucléine du centre, et son accumulation à droite et à gauche du bâtonnet. On peut admettre que ce phénomène est dû à l'irruption de la portion liquide de l'enchylème du noyau dans les bâtonnets. Ceux-ci se creusent d'abord, s'ils ne le sont déjà comme certains boyaux que nous connaissons PL. V, FIG. *A*, *g*, et la nucléine y est rejetée à la périphérie sous la forme de manteau. Aussi longtemps que ce manteau conserve partout la même épaisseur le bâtonnet tout entier est coloré, seulement il l'est beaucoup plus intensément sur les bords parce que la nucléine y est vue sur une plus grande épaisseur. Mais que le plasma hyalin continue à s'y accumuler, on conçoit qu'il disloque et coupe le manteau à certains endroits et qu'il refoule la nucléine sur les côtés et aux deux extrémités du bâtonnet. La nucléine forme alors, au lieu d'un manteau, un anneau situé dans le plan tangentiel du fuseau et circonscrivant un espace hyalin. A ce moment l'étranglement longitudinal se marque sur le bâtonnet; c'est à la présence de ce sillon au milieu de la bande hyaline qu'est due sans doute la ligne estompée dont nous avons parlé, et que les extrémités doivent également de se lober.

Pour expliquer ce qui se passe ensuite au sein du bâtonnet il faut admettre que l'étranglement s'achève rapidement au milieu, c'est-à-dire dans la portion hyaline; tandis qu'il marche avec lenteur aux deux extrémités, c'est-à-dire dans l'anneau de nucléine : chose bien naturelle d'ailleurs, cet anneau opposant à la marche du sillon une résistance plus considérable que le plasma liquide.

Nous disons que c'est dans la partie centrale et hyaline que la division s'achève en premier lieu. En effet, les deux moitiés se séparent et s'éloignent sans tarder dans deux directions opposées, comme l'indiquent les flèches des FIG. **293** et **294**, tout en restant unies par leurs extrémités. C'est cette union qui détermine leur courbure vers le haut et vers le bas et qui fait en outre que les extrémités elles-mêmes, tiraillées obliquement dans deux sens différents, sont reportées latéralement à des hauteurs égales ou inégales suivant la régularité du mouvement, FIG. **294**. La traction continuant, les deux moitiés se séparent. Tantôt cette séparation se fait avec netteté, tantôt les lobules extrêmes demeurent rattachées par un mince filament, suivant que l'étranglement y est achevé ou non à ce moment.

Ainsi naît la FIG. 295. On y voit deux rangées de bâtonnets en U qui se regardent, et séparées seulement par une mince bande incolore : le bras transversal de la croix signalée précédemment.

Telle est, selon nous, la marche du phénomène. Nous avons vu les images que nous venons de décrire reproduites sur plusieurs cellules, renfermées dans trois cystes différents, avec une régularité qui nous a frappé.

Nous nous trouvons donc ici en présence d'un mode de division longitudinale qui, au moment où nous en sommes arrivés, simule à s'y méprendre une division transversale; on peut s'en assurer en jetant un regard sur la FIG. 295. Les bâtonnets y paraissent en effet avoir été coupés en deux moitiés par le bras transversal de la croix dans le plan de l'équateur du fuseau. Celui qui n'aurait point aperçu les stades intermédiaires des FIG. 293 et 294, serait sans nul doute enclin à se prononcer dans ce sens. L'illusion peut être d'autant plus complète, que les deux branches du fer-à-cheval se collent l'une à l'autre avec une extrême facilité; au lieu des U ouverts on n'a plus alors devant soi que des U fermés, c'est-à-dire des masses homogènes ou compactes, plus ou moins prismatiques, ainsi que le montre la FIG. 297. Imaginons que les bâtonnets de la couronne équatoriale de la FIG. 291 aient été divisés en leur milieu par un plan équatorial, et nous obtiendrons deux séries parallèles de bâtonnets de moitié plus courts, c'est-à-dire la copie exacte de la FIG. 297.

Nous pouvons maintenant parler des FIG. 51 *a*, *d* et 52 *b* de la forficule. Dans la première de ces figures la division des bâtonnets est à son début, comme dans la FIG. 292. Quant à la seconde elle est susceptible de deux interprétations. Ou bien elle correspond à la FIG. 293 dans laquelle la ligne sombre du sillon ne serait pas visible, ou bien elle représente l'étape de la FIG. 295, c'est-à-dire que les deux moitiés des bâtonnets sont en voie de séparation, mais se tiennent encore par des prolongements étirés.

Nous n'avons pu constater les phénomènes précédents que sur des préparations fraiches, traitées par le vert de méthyle et l'acide osmique (p. 211). Sur les coupes microtomiques pratiquées à travers les cœcums testiculaires fixés par la liqueur de FLEMMING, nous n'avons rien vu de semblable. En dehors de la couronne équatoriale, nous n'avons observé que deux sortes d'images, celle de la FIG. 292, et celle de la FIG. 297; celle-ci a été dessinée sur une pareille préparation. Tous les stades principaux de la division sont donc effacés et l'observateur qui n'aurait eu recours qu'à cette méthode concluerait logiquement à l'existence de la division transversale. Nous avons vu du reste dans la partie historique (p. 245 et sqq.) que telle est la conclusion qui a été tirée par les observateurs.

Les phénomènes subséquents n'offrent rien de particulier. Les deux séries de bâtonnets, FIG. 296, se retirent rapidement vers les pôles où ils se rangent en couronne sans changer de forme, FIG. 298.

Nous avons remarqué à quatre ou cinq reprises chez le *Bacillus* la FIG. 299; nous avons même rencontré un cyste où toutes les couronnes polaires étaient semblables. Ces images ne sont susceptibles que d'un seule interprétation. La division longitudinale, qui s'annonçait par l'espace blanc et elliptique que portent les bâtonnets, ne s'est pas effectuée à l'équateur; les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont acheminés vers les pôles sans subir de changement. La division longitudinale s'y achèvera-t-elle? On peut le penser, mais nous n'avons pu recueillir aucune donnée satisfaisante sur ce point.

Second type.

Nous avons annoncé, en commençant cet article, l'existence d'un second type de caryocinèse chez les orthoptères. Ce type se distingue de celui que nous venons de décrire par la façon dont s'exécutent les phénomènes de la première phase de la division, ceux de la seconde s'y faisant d'une manière identique. La différence essentielle qui les sépare réside dans le mode de scission du boyau nucléinien, au seuil de la caryocinèse. En effet, dans le second type, les anses nucléiniennes se disposent d'abord parallèlement les unes aux autres et à l'axe du fuseau futur; ensuite elles se coupent aux deux extrémités FIG. 54, *a*. Les longs bâtonnets qui en résultent, déjà orientés, n'auront plus qu'à se raccourcir sur place, FIG. 54, *b*, et parfois à s'infléchir en leur milieu vers l'intérieur du fuseau, pour former les couronnes équatoriales.

Ces phénomènes seront décrits tout-à-l'heure avec soin chez les coléoptères; c'est pourquoi nous nous contenterons d'en mentionner la présence dans les sauterelles (1) aussi bien que dans la forficule, seulement nous l'avons observé beaucoup plus rarement dans les premiers de ces animaux. Sans vouloir affirmer, loin de là, qu'il n'existe pas dans le *Bacillus*, nous devons avouer cependant que nous n'avons rencontré que le premier mode dans cette espèce Notons en outre que ce second type de division produit, comme le premier, des couronnes équatoriales à bâtonnets infléchis FIG. 54, *c*, et à bâtonnets érigés FIG. 55, et qu'il se rencontre à l'exclusion du premier dans certains cystes comme celui de la FIG. 54. Nous n'avons jamais vu les deux modes mis en jeu à la fois ni dans un cyste, ni dans une cellule multinucléée.

(1) C'est problement ce mode de scission que BALBIANI a observé dans l'ovaire du *Stenobothrus pratorum*. Nous n'avons pas étudié cet objet.

Observations antérieures.

Avant d'abandonner ce groupe, comparons brièvement les observations précédentes avec celles de BALBIANI, de BÜTSCHLI et de MAYZEL qui, nous l'avons vu, ont parlé de la division indirecte chez certains orthoptères (1).

A en juger par leurs descriptions, ces savants n'ont observé que le second type de la caryocinèse; ils ne disent rien en effet qui rappelle la scission de la forme polotonnée en tronçons irrégulièrement éparpillés dans tout le noyau, suivant le schéma ordinaire de la salamandre, etc., et des végétaux.

Les bâtonnets distincts du noyau au repos, mentionnés par BALBIANI, sont pour nous les anses du boyau continu. L'épaississement de ces bâtonnets au début de l'activité nucléaire n'est pas due à une coalescence des bâtonnets primitifs, mais au gonflement du boyau passant à la forme pelotonnée.

BALBIANI, BÜTSCHLI et MAYZEL ont très bien vu la disposition parallèle des éléments nucléiniens à l'intérieur du noyau au début de la division (notre FIG. **54**, *a*) et leur raccourcissement subséquent (*b*); mais ils n'ont pas signalé la couronne équatoriale à bâtonnets recourbés (*c*); leur plaque équatoriale n'est en effet que le stade antérieur à notre couronne (2). Cependant il est possible que BÜTSCHLI et MAYZEL l'aient aperçue sans toutefois en reconnaitre la valeur ni la constitution. En effet les deux plaques parallèles formées de bâtonnets plus courts et résultant prétendument du clivage transversal de leur plaque équatoriale, pourraient bien n'être que les deux lignes de gros points que nous avons signalées comme réprésentant la section optique ou les extrémités libres et superposées des bâtonnets de notre couronne FIG. **24** et **52** *a, c*. Seulement la liaison entre ces extrémités leur aurait échappé; ils n'auraient point vu l'arc intérieur qui les unit, sans doute parce qu'il est plus ou moins dérobé lorsque les bouts sont au foyer. Mais il se pourrait aussi que les deux plaques parallèles signalées par ces observateurs soient formées par les bâtonnets issus de la division longitudinale et dont les branches se seraient agglutinées en une masse homogène, ainsi que nous l'avons fait remarquer en parlant du *Bacillus*, surtout à propos des FIG. **296** et **297**.

Il est presque inutile d'ajouter après la description que nous avons donnée plus haut de la dislocation de la couronne équatoriale et de la reconstitution des noyaux, que nos observations sur ces deux points diffèrent de celles de nos prédécesseurs. Ces observations nous ont en effet conduit aux résultats suivants :

(1) Voir plus haut, p. 245 et suivantes.

(2) Il se pourrait que ces savants aient vu la couronne à bâtonnets droits, mais les dimensions que BÜTSCHLI donne à la plaque équatoriale indiquent un stade antérieur.

Vraisemblablement la couronne équatoriale ne se clive pas en deux moitiés suivant le plan équatorial; ses éléments se rendent directement aux pôles, ou bien ils se divisent longitudinalement.
Les bâtonnets nucléiniens ne se fusionnent pas au sein des couronnes polaires en une masse amorphe; ils conservent au contraire leur indépendance pendant toute la durée de la reconstitution des nouveaux noyaux.

Enfin les filaments du fuseau ne sont pas repris ou absorbés par ces mêmes noyaux, puisqu'ils deviennent une partie intégrante du protoplasme cellulaire.

II. Coléoptères, Pl. IV, Fig. 113 à 162.

Nous avons suivi la caryocinèse dans un nombre assez considérable de coléoptères. Nous choisissons comme exemples les espèces suivantes, parce que les phénomènes qu'elles présentent résument tous ceux que nous avons observés : l'*Harpalus griseus* FIG. 113 à 123, la *Procustes coriaceus* FIG. 124 à 128, la *Feronea anthracina* FIG. 129 à 133, la *Steropus madida* FIG. 134 à 156, la *Feronea nigerrima* FIG. 157 et 158, la *Cetonia hirtella* FIG. 159 et 160, et enfin l'*Hydrophilus piceus* FIG. 161 et 162.

Les cellules testiculaires des coléoptères ont un protoplasme ordinaire et relativement fourni à l'état de repos, ou lorsqu'elles entrent en activité. Mais à mesure que cette activité se manifeste et qu'elles prolifèrent, on y aperçoit souvent des vacuoles; ces vacuoles deviennent surtout sensibles pendant la cytodiérèse et au moment où les spermatozoïdes vont se former. Ce sont ces enclaves qui donnent à la PL. IV son facies particulier (1). Le noyau contient un boyau continu, mais irrégulier, bosselé et présentant des circonvolutions tourmentées qui semblent former un réseau à mailles inégales. On n'y voit ni stries, ni disques; la nucléine y est donc répandue d'une manière uniforme.

Première phase.

Le mode de division que nous avons décrit en premier lieu chez les sauterelles, celui dans lequel *les bâtonnets sont éparpillés sans ordre apparent*, existe aussi parmi les coléoptères. Nous avons reproduit dans la FIG. 158 le plus bel exemple que nous en ayons rencontré; il est tiré de la *Feronea nigerrima*. Le boyau pelotonné se scinde d'abord en tronçons inégaux, mais généralement très longs *a*, qui se segmentent à leur tour en bâtonnets définitifs. Ceux-ci se mettent alors en mouvement et se rassemblent dans la zone

(1) Ces vacuoles se rencontrent également dans les autres groupes, nos figures le prouvent; mais elles nous ont paru plus communes et plus accentuées chez les coléoptères.

médiane du noyau *b*; ce mouvement commence souvent à l'un des pôles, ainsi que cela s'est fait en *a*. Ensuite ils s'orientent pour former la couronne équatoriale, soit à bâtonnets recourbés FIG. 157 *c* (1), soit à bâtonnets droits FIG. 158 *d*. On le voit, tous ces phénomènes sont la copie fidèle de ceux que nous avons signalés chez les orthoptères.

Mais ce mode de caryocinèse nous a paru assez rare chez les coléoptères. Nous l'avons rencontré, il est vrai, dans la plupart des espèces, mais sans profusion; c'est évidemment le second mode, celui qui est caractérisé par la *disposition parallèle des anses nucléiniennes* dès le début, qui y acquiert la prépondérance. Nous allons nous en occuper spécialement.

Au commencement de la division, le caryoplasma devient homogène et brillant FIG. 113; en même temps les circonvolutions nucléiniennes se gonflent et se marquent davantage, sans trop se régulariser cependant FIG. 134, et elles s'orientent visiblement par rapport à l'axe du fuseau futur en prenant, pour la plupart, une position parallèle à cet axe FIG. 114, 125, 135. Pendant que ce travail intérieur s'achève, le noyau s'allonge un peu, les asters se dessinent et le caryoplasma se strie de filaments longitudinaux et parallèles. Ces divers phénomènes nous ont généralement paru concomitants. A ce moment la membrane nucléaire s'observe encore nettement sur les noyaux vus de côtés FIG. 114, 125, mais surtout sur les noyaux vus d'en haut et en coupe optique équatoriale FIG. 126. La cellule binucléée dont nous reproduisons le dessin dans cette dernière figure était au même stade que celle de la FIG. 125, et provenait du même cyste : elle portait des asters et ses anses nucléiniennes étaient amenées au parallélisme, on voit du reste la section de ces anses sur la figure. C'est à dessein que nous insistons sur ces détails que l'on peut du reste constater assez aisément en déplaçant les cellules dans la préparation.

Bientôt l'allongement du noyau s'accentue aux deux pôles, FIG. 115, 136, en prenant la forme d'un fuseau; les anses tiraillées se coupent aux deux extrémités FIG. 137, sans doute par le fait même de l'étirement qu'elles subissent. Elles deviennent ainsi autant de tronçons parallèles, nettement séparés les uns des autres FIG. 137, 116, et couchés chacun sur un des filaments achromatiques qui ont subi la même extension que les éléments nucléiniens. C'est pendant cet allongement du noyau que sa membrane disparaît. Il semble en effet que cette membrane existe encore dans les FIG. 115 et 136; tandis que dans les FIG. 137 et 116 elle est sûrement dissoute. On remarquera que dans la FIG. 137 les granules du cytoplasme se sont répandus abondamment entre tous les bâtonnets.

---

(1) Cette figure est tirée d'un autre cyste où le même mode de scission du boyau se voyait encore dans quelques cellules où la division était attardée.

Une fois que les anses du boyau sont coupées, le fuseau devient de plus en plus visible aux deux pôles pendant l'expansion du noyau; cela provient de ce que les tronçons nucléiniens demeurent en place, comme s'ils ne subissaient plus de traction à partir du moment où ils deviennent indépendants. Il y a plus, ces tronçons ne tardent pas à diminuer de longueur. Ils se contractent en effet et s'épaississent en proportion, tout en restant étendus sur le fil qui les porte, FIG. **117**, **129**, **138**. Ils se réduisent ainsi considérablement, FIG. **139**, **145**, jusqu'au stade de la couronne équatoriale.

Cette couronne est double. Tantôt le milieu des bâtonnets s'infléchit en dedans pendant que leurs extrémités libres se détachent du filament pour se porter vers l'extérieur. Ainsi se constitue la couronne équatoriale à éléments recourbés en U des FIG. **118**, **140**, **161**; cette couronne ressemble tout à fait à celle du premier type FIG. **157**, et à celle des orthoptères PL. II, FIG. **24**, **52** *a*, *c* et **54**, *c*. Mais il arrive aussi fréquemment que l'incurvation des éléments fait défaut; ils continuent à se rétracter de plus en plus pour former la couronne à bâtonnets droits, courts et trapus, qui est représentée dans la FIG. **159** *a* (1).

Nous avons toujours rencontré ces deux sortes de couronnes dans des colonies différentes.

Vues d'en haut, les couronnes offrent le même aspect. Les bâtonnets, soit droits soit courbés, y sont disposés très régulièrement les uns à côté des autres à la périphérie du fuseau; néanmoins il en reste presque toujours plusieurs, deux à quatre, à l'intérieur, à peu près comme cela se voit dans la FIG. **126**, à gauche. Ce fait prouve que la distribution des bâtonnets n'a guère changé pendant les diverses phases qui sont indiquées par les FIG. **137** à **140**; peut-être y en a-t-il quelques-uns qui se sont portés sur le cercle extérieur en s'insinuant parmi ceux qui y étaient déjà installés, mais le nombre doit en être restreint.

Seconde phase.

1° Nous avons dit précédemment que les phénomènes de la seconde phase de la caryocinèse sont communs aux diverses variétés de couronnes; mais nous avons dit aussi que ces phénomènes, à leur début, peuvent varier d'une cellule à l'autre, suivant que les éléments subissent ou ne subissent pas la division longitudinale à l'équateur. Nous allons voir qu'il en est de même chez les coléoptères.

(1) Voir aussi les colonies de l'hydrophile, représentées par GILSON dans la PL. III, FIG. 49. Les bâtonnets des couronnes de cette figure sont droits également; ils sont même un peu courbés en dehors, particularité qui se remarque aussi dans d'autres espèces.

a) *Dislocation de la couronne sans division préalable.*

Nous avons constaté plusieurs fois l'absence de division longitudinale au sein de la couronne équatoriale. La FIG. **162** représente la dislocation de cette couronne dans une jeune métrocyte de l'*Hydrophilus piceus*. Les deux bâtonnets de côté sont encore en place; les autres sont distribués en deux groupes qui se séparent. On a eu soin de dessiner *tous* les éléments qu'on a pu découvrir en faisant mouvoir l'objectif; ils sont au nombre de 10; dans d'autres cellules on en a compté 12. Ce nombre est égal à celui des bâtonnets de la couronne équatoriale. En mettant au point la partie supérieure des fuseaux, on y voit généralement 3 bâtonnets d'un côté de l'équateur et 3 de l'autre; en abaissant l'objectif, on trouve les autres en nombre sensiblement égal. Dans les couronnes polaires vues de face on ne compte non plus que 5 ou 6 éléments; dans tous les cas il est aisé de s'assurer que leur nombre est beaucoup plus restreint que dans la couronne équatoriale. La numération était assez aisée dans ces jeunes cellules-mères parceque leurs bâtonnets étaient volumineux et espacés. Nous avons vu dans une préparation, une vingtaine de cellules semblables à côté l'une de l'autre et qui provenaient vraisemblablement d'une même colonie. Il semble également que dans le cyste figuré par GILSON (1), toutes les couronnes subissent à la fois ce mode de dislocation. En serait-il ainsi généralement lorsque ce mode se présente? La chose n'est pas impossible. D'autres faits, sur lesquels nous insisterons, semblent prouver que les processus biologiques s'exécutent toujours avec une grande uniformité dans les cellules d'une même colonie.

Nous avons remarqué deux fois le même mode de dislocation de la couronne équatoriale chez l'*Harpalus griseus*, et deux fois également chez la *Cetonia hirtella*, sur un certain nombre de cellules juxtaposées et qui semblaient provenir d'une même colonie. Nous avons représenté les couronnes d'une de ces cellules dans la FIG. **120** *a* et *b*. Enfin selon nous la FIG. **131** doit être interprétée de la même façon; les bâtonnets de la couronne s'y déplacent sans avoir subi de modifications, comme ceux des FIG. **24** et **54***d*, pour se rendre directement aux pôles.

Nous n'avons pu constater si la division longitudinale se faisait ensuite aux pôles. Nous sommes assez enclin à l'admettre d'après ce que nous avons vu chez l'hydrophile. A côté des couronnes polaires composées seulement de 4 ou 5 gros bâtonnets, nous en avons trouvé d'autres formées de bâtonnets beaucoup plus minces et plus serrés (comme dans la FIG. **123**). Ensuite la tache hyaline qui se voit sur certains bâtonnets de la FIG. **162** semble indiquer

(1) Mémoire précédent, Pl. III, fig. 49.

le commencement d'une division (1); mais nous n'avons point *vu* les bâtonnets des couronnes polaires en voie de segmentation.

b) *Dislocation de la couronne accompagnée de division.*

Cependant, si nous interprétons bien les phénomènes, la division longitudinale se fait en règle générale à l'équateur avant le départ des éléments; nous croyons en effet l'avoir constatée sur un nombre assez considérable d'espèces.

La segmentation des bâtonnets s'exécute avec une grande uniformité, et est pour ainsi dire calquée sur celle du *Bacillus linearis*. Nous pourrons donc nous contenter de la décrire brièvement dans l'un ou l'autre type. Nous choisissons de préférence la *Feronea anthracina* et la *Cetonia hirtella* parceque ce sont ces espèces qui nous ont fourni les meilleures images.

La FIG. **132** *a* montre les débuts de la division des bâtonnets recourbés de la couronne équatoriale de la *Feronea* : les bâtonnets y sont incomplètement traversés par une bande hyaline. Cette figure correspond à la FIG. **293** du *Bacillus*. Durant le stade de la FIG. **132** *b*, les moitiés se séparent : les unes sont déjà libres, les autres se tiennent encore plus ou moins fortement. Enfin dans la FIG. **132** *c* leur indépendance est complète, et elles s'acheminent vers les pôles en marchant de front et la courbure en avant. Les images **132** *b* et *c* correspondent aux images **295** et **296** du *Bacillus*.

Nous représentons dans les FIG. **159** et **160** la segmentation des bâtonnets droits chez la *Cetonia hirtella*. Dans la couronne équatoriale FIG. **159** *a*, les éléments sont pleins et uniformément colorés par le vert de méthyle. Au moment de la division, le corps du bâtonnet est marqué d'une bande hyaline centrale d'une grande netteté, mais qui s'arrête près des extrémités; celles-ci sont cependant légèrement incisées FIG. **159** *b*. Pour se séparer, les deux moitiés exécutent des mouvements opposés qui les amènent dans la position qu'elles occupent dans la FIG. **160** *a*. En *b* de la même figure, la séparation est achevée. Les deux séries parallèles des nouveaux éléments vont maintenant se rendre aux pôles, leur courbure toujours dirigée vers ces derniers. Comme on le voit, la FIG. **160** n'est que la copie des figures correspondantes de la *Feronea* et du *Bacillus*, figures que nous connaissons.

Les images que nous venons d'expliquer sont loin de présenter partout la même netteté, alors même que l'on fait usage du vert de méthyle et de matériaux vivants et fixés sur l'heure. Le plus souvent on obtient la FIG. **128** *b* ou la FIG. **130**, suivant que les moitiés se tiennent encore ou sont

(1) Ces arguments ne sont pas suffisants pour imposer la certitude. En effet il se pourrait que les cellules ayant des couronnes à bâtonnets minces et nombreux provinssent d'un autre cyste dans lequel la division s'était effectuée à l'équateur. Ensuite il n'est pas prouvé qu'une division commencée *doit* s'achever. Pourquoi le boyau ne pourrait-il pas se reformer à l'aide de bâtonnets creux, puisqu'il est parfois creux lui-même?

séparées. Sur les coupes microtomiques ces dernières images sont les plus fréquentes de toutes, ou plutôt les seules que l'on rencontre en dehors de la couronne équatoriale à bâtonnets pleins. On se croirait donc ici également(1) en présence d'une division transversale, à son début dans la FIG. **128** *b*, achevée dans la FIG. **130** : illusion, il est inutile de le rappeler, qui est causée par la fusion des deux branches de chaque bâtonnet en une masse homogène.

Parmi les espèces que nous avons étudiées, il n'y en a qu'une où nous n'ayons point vu l'une ou l'autre étape de la division longitudinale, c'est l'*Harpalus griseus*. Cette division y existe cependant : les FIG. **119** et **123** le prouvent. On a dessiné dans la FIG. **119** tous les bâtonnets de l'hémisphère supérieur du fuseau; ils sont en nombre sensiblement égal dans chaque série au nombre des bâtonnets de la partie correspondante de la couronne équatoriale de la FIG. **118**. Les éléments sont d'ailleurs beaucoup plus minces dans la FIG. **119**. On remarquera en passant qu'ils sont irréguliers et comme étirés; on dirait qu'ils ont été séparés l'un de l'autre dans la couronne par une traction violente. Nous avons rencontré assez souvent de pareilles images dans les coléoptères. Le nombre considérable et la grande ténuité des bâtonnets des couronnes polaires de la FIG. **123** accusent également l'existence de la division longitudinale; mais ces sortes d'images ne peuvent nous renseigner sur le lieu où s'est effectuée la division, elles ne nous disent point si elle a eu lieu à l'équateur ou au pôles seulement.

2° En employant la méthode de la dissociation on obtient de belles couronnes polaires qui frappent, malgré leur petitesse, par la régularité de leur ordonnance et l'indépendance mutuelle de leurs éléments, FIG. **123**, etc. Avec des matériaux préalablement durcis il n'en est pas toujours ainsi; le plus souvent les bâtonnets des couronnes y sont accolés et forment une masse plus ou moins distinctement lobée ou striée.

La reconstitution du noyau se fait au milieu du protoplasme granuleux de la cellule, dans lequel les couronnes polaires sont rejetées par l'allongement du fuseau, FIG. **121**, **122**, **123**, **143**, **148** et **149**. Cet allongement est en effet très considérable, il est tel vers cette période que, malgré l'élongation concomitante de la cellule, le fuseau est forcé de ce courber ou de se replier sur lui-même en poussant les couronnes devant lui, comme on peut le constater sur les FIG. **144**, **154**, etc. C'est ainsi que ces dernières sont amenées à occuper les positions les plus diverses au sein du protoplasme, suivant la direction et l'étendue des mouvements du fuseau. Nous avons mentionné des faits semblables chez les orthoptères, FIG. **44** et **45**, et nous en retrouverons d'analogues dans les groupes suivants.

(1) Voir plus haut, p. 265.

En général les asters disparaissent pendant l'élongation du fuseau, ainsi qu'on peut le voir sur les figures précitées. Cependant nous en avons trouvé plusieurs qui s'étaient maintenus, malgré les mouvements de la couronne, jusqu'au début de la reconstitution des noyaux.

La membrane nucléaire s'organise de bonne heure, au stade de la FIG. **163**, à la périphérie d'une auréole un peu plus claire que le protoplasme environnant. Cette membrane se distingue facilement dans les FIG. **147**, **150** et suivantes.

Il est plus difficile de suivre les changements qui surviennent dans les couronnes polaires à cause de la petitesse de leurs éléments. Il nous a semblé que les couronnes commençaient par se disloquer ; on voit en effet leurs bâtonnets gisant pêle-mêle dans l'auréole hyaline avant la formation de la membrane nucléaire, et même après l'élaboration de cette dernière FIG. **148**. La réunion des bâtonnets en filament ne se ferait donc que progressivement à l'intérieur du noyau déjà tout formé. La série des FIG. **150** à **156** est de nature à appuyer cette manière de voir. Ces figures ont été dessinées avec soin et, malgré que ces sortes d'observations soient laborieuses et délicates, nous croyons cependant ne pas être éloigné de le vérité.

III. Lépidoptères, Pl. III, Fig. 89 – 100.

Les testicules, comme on le sait, sont déjà développés dans beaucoup de chenilles de lépidoptères; c'est là que nous avons, à l'exemple de MAYZEL, puisé nos matériaux pour l'étude de la caryocinèse.

Nous avons fouillé à ce point de vue un assez grand nombre de chenilles, en particulier celles de la *Chelonia Caja* et de l'*Arctia fuliginosa*; nos figures proviennent de ces deux espèces.

Première phase.

Nous retrouvons dans ce groupe les deux modes de division qui mettent fin à la forme pelotonnée, ainsi que les deux variétés de couronne équatoriale. La caryocinèse des lépidoptères est tellement semblable à celle des coléoptères que, pour éviter les redites et les figures inutiles, nous en donnerons seulement quelques exemples.

Les grands cystes, ou colonies, des lépidoptères facilitent beaucoup l'observation, car, s'il est vrai que toutes les cellules qu'ils renferment se divisent en même temps, la coïncidence entre les diverses phases n'est pas toujours tellement rigoureuse qu'on n'y rencontre à la fois divers stades de la caryocinèse; en effet lorsque l'aiguille actionne une de ces colonies la préparation est émaillée de figures caryocinétiques parfois fort différentes.

Dans son dernier travail (1881), Mayzel a signalé la forme pelotonnée; c'est en effet par elle que la division débute chez les lépidoptères comme partout ailleurs. Le boyau des noyaux quiescents des grands cystes est souvent irrégulier et tortillé sans ordre, de façon à simuler un réticulum fig. **94**; mais dans les jeunes colonies de la plupart des chenilles que nous avons examinées il forme un filament continu des mieux caractérisé. Quel que soit son état, il s'épaissit et se régularise au moment de la division; la fig. **95** donne une bonne idée de la forme pelotonnée, en supposant que les tronçons de cette figure sont rattachés entre eux.

Pendant cette première période nous n'avons que rarement remarqué des indices de réticulum dans le plasma nucléaire; celui-ci est presque toujours hyalin et homogène d'aspect, ou finement granuleux fig. **95**.

Nous avons maintes fois constaté la présence des asters à la fin de la forme pelotonnée, fig. **95**. Mayzel a donc eu raison de dire qu'ils apparaissent de bonne heure; mais le lecteur se souviendra que cette particularité ne constitue pas une propriété caractéristique des lépidoptères.

La scission du boyau pelotonné se fait de deux manières : en tronçons allongés et parallèles, et en bâtonnets courts et éparpillés dans toute la cavité du noyau.

Le premier de ces modes s'exécute à la façon ordinaire; c'est pourquoi nous renvoyons le lecteur aux fig. **114**, **115** et **116**, ou aux fig. **135**, **136** et **137** qui indiquent exactement ce qui se passe ici. Notons cependant une particularité que nous avons remarquée deux ou trois fois chez l'*Arctia*. Nous y avons rencontré quelques cystes où la division s'effectuait un peu autrement fig. **95** et **89**, à peu près comme dans la libellule fig. **78** et **79**. Les anses du peloton se coupent en plusieurs temps, et avant d'être amenées au parallélisme fig. **95** (1); ce n'est que plus tard qu'elles se rangent en faisceau fig. **89**. Mais à partir de ce moment les phénomènes sont identiques; les tronçons, appuyés chacun sur un filament, se raccourcissent en se contractant de plus en plus. Alors, ou bien ils s'infléchissent en dedans comme dans la fig. **92**, ou bien ils demeurent érigés comme dans la fig. **100**, suivant les cystes, pour former la couronne équatériale.

Le second mode s'exécute de la manière suivante dans les premières colonies de la *Chelonia Caja*, que nous prendrons comme exemple. Le peloton dérivé du noyau de la fig. **94** se scinde en cinq ou six tronçons de longueur diverse fig. **95**, qui se divisent à leur tour en tronçons de plus en plus petits. La division est achevée dans la fig. **96** (2). On voit dans cette figure

(1) Cette figure provient de la *Chelonia*, mais celles de l'*Arctia*, dont nous parlons, lui étaient tellement semblables que nous avons jugé inutile de les reproduire.

(2) Dans cette figure le graveur a placé le noyau horizontalement au lieu de lui conserver la position verticale qu'il occupe dans toute la série.

vingt-quatre bâtonnets trapus, ayant sensiblement la même longueur et éparpillés dans un plasma hyalin où l'on remarque assez souvent des granules d'une extrême petitesse.

Ensuite le noyau s'allonge fortement en s'effilant aux deux extrémités, FIG. 97 et 98. Nous n'insisterons pas sur la disparition de la membrane; le cytoplasme, riche en granules, rend l'observation difficile après l'action de l'acide osmique. Toutefois nous ferons observer que l'aspect des noyaux, qui sont à l'étape de la FIG. 97, est fort variable sur les préparations traitées seulement par le vert de méthyle. Les uns sont hyalins et bien limités comme s'ils possédaient encore leur membrane; les autres sont plus sombres et plus granuleux : ce qui semble indiquer que leur membrane a disparu et que le cytoplasme les a envahis. Aux étapes suivantes, le fuseau reprend toujours son aspect hyalin primitif, et il tranche nettement sur le cytoplasme environnant.

Les bâtonnets répandus sur toute l'étendue du fuseau naissant, ou d'un côté seulement — comme dans les sauterelles — se portent bientôt vers la zone médiane FIG. 98, où ils se rapprochent et se pressent de plus en plus FIG. 99. Il ne leur reste plus alors, pour former la couronne équatoriale, qu'à se ranger côte à côte et suivant l'axe du fuseau, en même temps que celui-ci se renfle fortement à l'équateur FIG. 100. Cette couronne est toujours d'une régularité mathématique, et riche en éléments; celle que nous figurons ici avait 28 bâtonnets, dont 20 à la périphérie et 8 à l'intérieur. Nous n'avons pas observé de couronne à bâtonnets recourbés dans les colonies de *Chelonia*, où le mode de scission que nous venons de décrire avait été mis en œuvre.

A ce moment, les asters sont pleinement développés. Leurs rayons, nombreux et délicatement marqués, envahissent tout le cytoplasme comme dans les panorpes, et se rejoignent à l'équateur; la cellule est alors comme percée à jour et semble faite de gaze argentée.

Les deux modes de formation de la couronne équatoriale, que nous venons d'esquisser, se retrouvent dans les diverses espèces de lépidoptères. C'est ainsi que, si nous voulions représenter le premier mode chez la *Chelonia Caja* qui nous a servi de type pour le second, nous n'aurions qu'à reproduire les FIG. 134—140, PL. IV de la *Steropus madida*, et répéter la description que nous en avons donnée en parlant des coléoptères. Notons cependant que la scission de la forme pelotonnée en bâtonnets allongés et parallèles nous a paru de loin la plus fréquente. Ajoutons enfin que ces deux modes ne se rencontrent jamais simultanément dans le même cyste; s'ils se présentent dans une colonie, ce ne peut être qu'à des époques différentes ou à des divisions successives.

Deuxième phase.

Nous n'avons jamais observé la dislocation directe ou immédiate de la couronne équatoriale des lépidoptères; les éléments nucléiniens y subissent généralement la division avant de s'acheminer vers les pôles. Mais quelle division subissent-ils?

Nous avons vu dans l'introduction historique (p. 246) que Mayzel (1881) admet la division transversale chez les *Liparis*, etc. La plaque équatoriale, la couronne de notre fig. **100**, se cliverait en deux plaques parallèles renfermant chacune le même nombre de bâtonnets de moitié plus courts, *b* de notre fig. **93**.

Sans avoir rencontré dans les chenilles des images aussi démonstratives que chez les coléoptères, nous croyons cependant pouvoir y admettre également la division longitudinale. En effet nous avons observé fréquemment l'image de la fig. **93** *a*, provenant de l'*Arctia*. Les deux lignes de bâtonnets de Mayzel, fig. **93** *b*, y sont remplacés par des fers-à-cheval dont les branches se regardent et se touchent encore pour ainsi dire. Cette figure correspond selon toute apparence aux fig. **132** *b*, **160**, **295** et **296**, qui marquent la fin de la division longitudinale dans la *Feronea*, la *Cetonia* et le *Bacillus*. Selon nous, les bâtonnets trapus et massifs *b* pourraient provenir de la fusion des branches du fer-à cheval, fusion qui se remarque généralement sur les matériaux durcis comme ceux dont s'est servi Mayzel (1). Du reste il est aisé de prendre pour deux séries de bâtonnets les deux lignes de têtes des couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés fig. **92**, lorsque le retour intérieur n'est pas aperçu.

Pendant leur marche descendante les fers-à-cheval dont nous venons de parler se maintiennent comme dans les fig. **133** et **141**, et aux pôles ils s'ordonnent en couronne en conservant leur indépendance, fig. **142**, **143**; ils n'y forment donc pas une masse amorphe et compacte (2). Seulement nous ferons remarquer que, les éléments des couronnes polaires étant généralement plus nombreux que dans les coléoptères, leur accollement devient d'autant plus facile qu'ils sont plus serrés. Mais sur des préparations fraîches et bien réussies de jeunes cellules-mères de *Chelonia* et d'*Arctia*, nous avons vu des couronnes polaires presque aussi distinctes que celles des fig. **122**, **123**, **143**, etc.

Il nous a été impossible de saisir les détails de la formation des nouveaux noyaux. Les lépidoptères que nous avons examinés n'étaient nullement appropriés à ce genre d'observations.

---

(1) Voir plus haut, p. 246.

(2) Ibid., p. 248.

IV. Pseudo-Névroptères, Pl. II, Fig. 56—60; Pl, III, Fig. 61—81.

Nous avons étudié la caryocinèse dans les divers agrions et libellules des environs de Louvain; mais nous avons spécialement porté notre attention sur deux espèces : la *Calopteryx virgo* FIG. 56–76, et la *Libellula depressa* FIG. 77—81.

Le noyau quiescent des jeunes cellules testiculaires de la *Calopteryx* ressemble à celui des sauterelles; il loge un boyau puissant et le plus souvent continu, FIG. 59. Après l'enlèvement de la nucléine par le carbonate potassique, etc., il prend l'aspect de la FIG. 56; le stroma plastinien y est donc bien développé.

Première phase : Formation de la couronne équatoriale.

Au début de la division chez la *Calopteryx*, le boyau s'accentue et s'épaissit notablement, FIG. 66 et 76; puis il se scinde. Cette scission se fait de deux manières, comme dans les groupes précédents. Tantôt les anses se parallélisent pour se couper au moment où le noyau s'allonge FIG. 60; tantôt il se débite en tronçons épars irrégulièrement FIG. 67. Dans les deux cas le nombre des bâtonnets est peu élevé : de huit à douze, rarement quatorze.

La couronne équatoriale se forme à la façon ordinaire.

Les tronçons parallèles restent en place pendant que le noyau s'étire FIG. 61; ensuite ils se raccourcissent et égalisent leurs contours FIG. 62 et 63, pour former la couronne à bâtonnets droits de la FIG. 64.

Les bâtonnets épars subissent tous les mouvements que nous avons signalés chez les sauterelles; on rencontre en effet assez fréquemment des images identiques à celle de la FIG. 22, dans laquelle les bâtonnets sont en train de s'ordonner à l'équateur. Les FIG. 68 et 69 représentent les deux types de couronne qui résultent de cet arrangement. Dans celle du premier type FIG. 68, la courbure des éléments est souvent plus profonde que dans les couronnes correspondantes des autres groupes : ce qui fait que leurs extrémités libres sont ramenées très près l'une de l'autre; il y a cependant des exceptions. Au reste, ces couronnes nous ont paru plus rares que celles du second type FIG. 69, dont les bâtonnets sont droits, ou parfois légèrement recourbés en dehors.

Chez la *Libellula depressa* tous les phénomènes sont calqués sur les précédents.

La forme pelotonnée est représentée dans la FIG. 77. Les FIG. 78 et 79 ont pour but de montrer la scission du boyau en anses parallèles. Ces deux figures ont attiré notre attention; car c'est surtout dans les libellules que nous avons vu clairement le mode de division qu'elles réprésentent. Dans la plupart des exemples précédents il semblait que toutes les anses étaient amenées au parallélisme et coupées en même temps au début de l'allongement du noyau, FIG. 60, 54 *a*; ici la division est lente et successive, et le parallélisme des circonvolutions n'est pas aussi accentué. La division est lente : en effet le noyau est déjà très allongé qu'elle est loin d'être achevée; elle est successive : la FIG. 78 porte seulement quatre tronçons; enfin le parallélisme est incomplet, car il est à peine indiquée dans la FIG. 78, et il reste imparfait dans la FIG. 79, où la division est cependant achevée. Il en résulte que les bâtonnets devront encore subir certains déplacements pour former la couronne équatoriale de la FIG. 80. Nous avons vu quatre ou cinq images comme celle de la FIG. 78 dans une seule préparation. Le lecteur se rappelle que nous avons signalé un cas analogue chez les lépidoptères.

Ces faits semblent établir une transition, un lien entre les deux modes de scission du boyau pelotonné : la division en tronçons parallèles et la division en bâtonnets éparpillés.

Avant l'allongement du noyau, la partie protoplasmatique y est peu visible. Cependant, lorsque les tronçons nucléiniens sont distribués comme dans la FIG. 67, on découvre de temps en temps dans les espaces hyalins qui les séparent un réticulum plasmatique granuleux, mais qui est toujours peu fourni. Cette portion se marque davantage lorsque le noyau s'étire. On peut voir dans la FIG. 60 un léger fuseau ébauché dans son sein, la membrane ayant conservé toute son intégrité. Il en est de même dans les FIG. 78 et 79; malgré l'extension qu'elle a subie, la membrane nucléaire y est encore bien visible, et elle apparaît dans toutes les positions que prennent les cellules lorsqu'on les remue dans la préparation. L'aspect intérieur de ces noyaux semble indiquer d'ailleurs que le cytoplasme n'y a pas pénétré, car cet aspect est tout différent après l'irruption de ce dernier, comme nous l'avons dit en parlant des sauterelles, p. 254.

L'apparition des asters est généralement tardive. Elle s'indique seulement lorsque les noyaux sont déjà très allongés comme ceux des FIG. 61 et 79; jusque-là le protoplasme cellulaire paraît rester au repos. La FIG. 60 montre une exception à cette règle.

Deuxième phase : Formation des couronnes polaires et reconstitution des nouveaux noyaux.

1° Après s'être maintenues un certain temps les couronnes se défont.

a) Dans certains cas on voit les bâtonnets, droits ou courbés, se diriger chacun sur un filament, l'un d'un côté l'autre de l'autre, et souvent avec une régularité d'alternance qui rappelle celle que nous avons décrite chez les orthoptères. Pendant leur marche descendante, les éléments présentent en avant soit leur pointe FIG. **71**, soit leur courbure FIG. **70**. Aux pôles ils se disposent régulièrement pour former une étoile composée de 5 à 7 bâtonnets rayonnants, c'est-à-dire comprenant la moité des éléments de la couronne équatoriale (1). Les rayons polaires sont simples et droits, ou doubles s'ils étaient préalablement courbés en U. Avec le temps ils prennent généralement cette dernière forme, mais le plus souvent d'une manière incomplète, en ce sens que la partie qui s'infléchit demeure plus courte que l'autre.

A ce moment peut apparaître la division longitudinale; du moins nous avons observé une dizaine de fois environ l'image de la FIG. **73** *a*, et deux fois celle de la FIG. **73** *b*.

La première phase de cette division se fait comme dans le *Bacillus*. Le plasma hyalin se porte au milieu des bâtonnets en refoulant la nucléine sur les bords et vers les extrémités, FIG. **73** *a*. Puis les éléments se partagent en deux moitiés qui deviennent libres sur place, FIG. **73** *b* (2). Malheureusement nous n'avons pu trouver aucun stade subséquent dans les cystes où nous avons rencontré ces images; nous ne pouvons donc rien dire sur leur sort ultérieur, ni sur la reconstitution du noyau à l'aide de pareilles couronnes.

b) Il semble aussi que la division peut s'exécuter dans la couronne équatoriale, mais les données que nous avons recueillies sur ce point sont incomplètes. Nous avons rencontré bien des fois la FIG. **65**. Cette figure ressemble beaucoup à la couronne équatoriale de la FIG. **68** dont les branches des bâtonnets seraient plus ouvertes; il existe de pareilles couronnes, la FIG. **80** le prouve. Il y a cependant une différence. Dans la FIG. **80** la nucléine est uniformément distribuée dans tout le bâtonnet; tandis que dans la FIG. **65** elle est accumulée aux deux extrémités sous la forme d'une masse un peu arquée, présentant des contours indécis et estompés. Ces masses sont reliées de chaque côté par une traînée formant les bords du bâtonnet. Le centre est blanc. Cette image est loin d'être claire; ce n'est qu'en la comparant avec d'autres qu'on peut l'interpréter. Nous croyons qu'elle correspond à la FIG. **294** PL. VIII du *Bacillus*, ou à la FIG. **52** *b*. Les deux masses terminales de la FIG. **65** représenteraient donc les deux nouveaux bâtonnets, issus de la division longitudinale, au moment de leur séparation; seulement ils seraient encore rattachés : l'étranglement étant demeuré incomplet, les deux extrémités pour se désunir seraient comme forcées de se déchirer.

(1) On peut les compter très approximativement à cause de leur volume et de leur disposition régulière.

(2) Ces faits seront discutés à la fin de ce chapitre.

Au premier abord on croirait que les noyaux de la FIG. **74** et de la FIG. **75** dérivent d'une division semblable, parce que l'élément nucléinien y est beaucoup plus mince que dans les couronnes polaires des FIG. **72** et **81**. Il se peut qu'il en soit ainsi. Mais il est possible aussi que les bâtonnets des FIG. **72** et **81** s'allongent en s'amincissant d'une manière notable dans les couronnes polaires. Ce phénomène se remarque pendant la reconstitution des noyaux et il a été signalé sur d'autres objets par divers observateurs. On ne peut donc tirer aucune conclusion certaine de l'aspect des noyaux précités.

2° Le boyau se reconstitue par l'union des éléments de la couronne, mais le mode précis de cette union nous a échappé. La formation du boyau est achevée dans la FIG. **74** qui en donne une vue de côté, ou de profil. Cette figure montre également que le cytoplasme granuleux s'est introduit de toutes parts dans le fuseau fortement recourbé, et a enrobé les couronnes. Pendant que le boyau se développe et élargit ses anses, pour prendre la forme sphérique de la FIG. **75**, les granules qui l'entourent se fusionnent sur une certaine étendue et font place à une auréole hyaline. C'est à la périphérie de cette zone modifiée que la membrane nucléaire se dessine. Elle apparait d'abord sous la forme de petits granules rapprochés qui se relient bientôt en une ligne continue et d'apparence homogène. Ces noyaux ne permettent pas de pénétrer plus avant dans l'intimité du phénomène. Les faits que nous venons de rapporter sont clairement indiqués dans les FIG. **74** et **75**. On voit que la reconstitution du noyau dans les libellules présente la plus grande analogie avec celle qui a été décrite chez les orthoptères.

V. Névroptères, Pl. III, Fig. 82–88.

Parmi les insectes de ce groupe, nous avons examiné surtout les panorpes; toutes nos figures sont tirées d'une seule espèce, la *Panorpa communis*.

A leur jeune âge et à leur entrée en activité, les cellules testiculaires de la panorpe sont remarquables au point de vue cytologique; c'est pourquoi nous avons jugé utile d'appeler sur elles l'attention du lecteur dans l'introduction du présent travail. Rappelons seulement les fines ponctuations réticulaires de leur épaisse membrane FIG. **82** *m*, ainsi que la structure de leur cytoplasme, au sein duquel s'épanouissent de puissantes trabécules qui y circonscrivent un grand nombre de mailles régulières. Leur noyau n'est pas moins intéressant. Outre son volume, il se distingue par deux caractères : la richesse de son protoplasme granuleux et réticulé, et la résolution fréquente de son boyau en sphérules éparses FIG. **82**. Ce sont ces particularités qui nous ont engagé à y étudier d'une manière spéciale les phénomènes de la division.

Nous venons d'insinuer que l'élément nucléinien se présente diversement dans les noyaux de la panorpe. Ici il se montre, comme d'habitude, sous la forme d'un boyau uniformément réparti dans la cavité nucléaire. Ce boyau paraît continu, mais il est mince, irrégulier et bosselé, toujours pauvre en nucléine; le noyau inférieur de la FIG. 110, nous en donne une idée assez exacte. Ailleurs il se disloque et se localise pour former cinq ou six nucléoles-nucléiniens analogues à ceux des œufs des animaux, FIG 82. Cette manière d'être particulière de la nucléine se rencontre sur des préparations entières, tandis que sur d'autres elle est rare ou fait défaut. La raison de cette différence nous est inconnue.

Première phase.

Pour ce qui regarde la partie nucléinienne, les premiers stades de la caryocinèse ne présentent rien de particulier dans les noyaux à boyau continu. Ce dernier grossit et se détend pour amener ses anses à un parallélisme assez grossier, à peu près comme dans les FIG. 115 et 135 de la PL. IV; après quoi le noyau s'allonge, et les anses se coupent pour passer à la FIG. 84.

Les phénomènes qui se déroulent dans les autres noyaux captivent davantage l'observateur. Pour écarter toute objection, disons tout de suite que nos observations ont porté sur des préparations où nous n'avons pu trouver un seul noyau à boyau continu.

Or, lorsque l'on remarque des figures caryocinétiques dans une semblable préparation, on y trouve habituellement tous les stades de la division. Le premier stade se distingue par le travail préliminaire qui se fait dans les sphérules de nucléine. Ces sphérules se gonflent modérement, puis s'étirent, ou plutôt se transforment en filament FIG. 82, *x*. En effet, s'il est vrai que l'on rencontre des sphérules qui ne font que s'allonger à un pôle, on en trouve d'autres d'où l'on voit se soulever des anses bouclées qui s'élargissent de plus en plus et se développent en un filament tortillé; on dirait que ces sphérules, amorphes en apparence, sont formées par un boyau dont les anses fortement serrées, plutôt que fusionnées, se dérouleraient au moment de la division. Ces tronçons filamenteux en continuant à s'accroître et à se répandre dans le noyau, y forment un lacis irrégulier FIG 83; plus rarement ils demeurent isolés. Ainsi nait la forme pelotonnée qui passera sans tarder, comme la forme correspondante issue d'un boyau continu, à l'étape de la FIG. 84. Ce court exposé est le résumé fidèle de l'observation; on trouve dans les préparations toutes les transitions entre les FIG. 82, 83 et 84.

Les tronçons parallèles de la FIG. **84** subissent ensuite les modifications que nous connaissons pour arriver au stade de la couronne équatoriale. Celle-ci est à bâtonnets recourbés, petits et difficiles à distinguer. Les FIG. **90**, **91** et **92** donnent une idée assez exacte de ces modifications, à part le volume des éléments. Le nombre des bâtonnets est de quatorze à dix-huit.

Les changements qui surviennent dans la portion protoplasmatique du noyau pendant la première phase de la division sont à noter. Cette portion, jusque là granuleuse, s'éclaircit peu à peu FIG. **83**; elle devient surtout beaucoup plus homogène et plus diaphane à l'instant où le noyau va s'allonger. On y voit assez souvent quelques filaments plasmatiques plus ou moins réticulés et indiquant la première ébauche du fuseau.

A partir du stade de la FIG. **83**, le noyau tranche vivement par son aspect hyalin sur le cytoplasme sombre et granuleux. Mais au moment où la membrane nucléaire entre en résolution, ce dernier y fait irruption et rend le noyau presque aussi opaque qu'à l'état de repos. Cette particularité permet de noter le moment précis du phénomène : la membrane disparaît tôt, à un stade un peu plus avancé que celui de la FIG. **83**, c'est-à-dire au début de l'allongement du noyau.

Les granules qui pénètrent au sein du noyau se fusionnent et s'effacent insensiblement. Le fuseau redevient donc transparent et prend l'aspect qu'il a dans la FIG. **84**. Rappelons-nous que nous avons constaté les mêmes phénomènes chez les orthoptères.

Quant aux asters, ils apparaissent de bonne heure; ils se marquent déjà pendant la forme pelotonnée, la FIG. **83** en fait foi. Ici, comme dans les sauterelles, on remarque qu'il n'y a pas de coïncidence nécessaire entre l'établissement des deux asters; ainsi, dans la FIG. **83**, l'aster supérieur est bien dessiné, tandis que l'inférieur ne s'annonce pas encore.

Les asters acquièrent une grande puissance dans les cellules testiculaires de la *Panorpa communis*; les rayons en sont nombreux et épais, et il est peu d'objets sur lesquels on puisse mieux s'assurer qu'ils ne sont point formés par des granules alignés du protoplasme. Les granules sont interposés aux rayons et distribués par conséquent avec une certaine régularité, mais ils ne constituent pas les rayons eux-mêmes : ceux-ci sont des filaments homogènes FIG. **83**, **85** et **87**. Partis des pôles, ils se répandent insensiblement dans la cellule tout entière. Le cytoplasme est alors traversé par une multitude de rayons continus allant d'un pôle à l'autre, FIG. **85**. C'est vers le stade de la couronne équatoriale que les asters acquièrent leur plein épanouissement.

L'origine des asters rend compte de toutes les particularités qu'ils présentent; ils dérivent exclusivement du réticulum plastinien. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner attentivement les cellules des panorpes, lorsque les rayons commencent à s'y former. On voit alors les trabécules ordinaires s'accentuer dans une direction rayonnante à partir d'un point, tout en restant rattachées latéralement les unes aux autres FIG. **83**; ce phénomène, en se continuant de proche en proche, finit par se marquer dans tout le protoplasme cellulaire. On peut constater sur la FIG. **85** que les rayons sont encore reliés çà et là par des fils transversaux ou obliques, pendant la phase équatoriale; les asters ne sont donc qu'une simple modification du réticulum plasmatique.

Deuxième phase.

Nous n'avons pu saisir d'une manière précise ce qui se passe à l'intérieur de la couronne équatoriale, tant à cause de la densité du cytoplasme que de la petitesse des bâtonnets. Mais en faisant sur un certain nombre de cellules la numération de ces derniers, au moment où ils se mettent en marche, on acquiert la conviction que leur division s'est effectuée à l'équateur. Nous avons inscrit dans la FIG. **85** tous les éléments que nous avons pu découvrir sur l'hémisphère supérieur d'un fuseau; il y en a 7 ou 8 à chaque rangée. En déplacant les cellules de manière à ce que la ligne des pôles se dirige vers l'observateur, et en mettant successivement au point les deux plans qui contiennent les bâtonnets, on compte dans chacun d'eux de 10 à 14 éléments, nombre qui est sensiblement égal à celui des éléments de la couronne; celle-ci s'est donc dédoublée.

Arrivés à destination les bâtonnets se rangent en couronne régulière et serrée, dans laquelle l'œil pénètre difficilement FIG. **86** et **87**. Bientôt le protoplasme fait irruption dans les extrémités du fuseau, pour s'éclaircir ensuite autour des couronnes polaires FIG. **88**, *a*, et y former une auréole hyaline qui s'étend parfois à une distance assez considérable FIG. **88**, *b*. Une membrane vient ensuite séparer ce nouveau caryoplasma du cytoplasme ordinaire, et le noyau est constitué. Plus rarement cette membrane s'établit dans le protoplasme granuleux, avant l'achèvement de l'auréole; nous avons observé deux ou trois fois cette particularité.

Pour ce qui regarde le boyau nucléinien, nous ferons remarquer que les éléments des couronnes polaires semblent s'éparpiller d'abord et ne s'unir qu'avec lenteur; c'est ainsi que, dans le noyau *b* de la FIG. **88**, le filament n'est pas encore entièrement reformé (1).

(1) Nous avons dessiné aussi exactement que nous l'avons pu la fig. 88. On y voit en *b* des filaments plus allongés que les éléments des couronnes, et qui selon nous résultent de l'union bout à bout de plusieurs de ces éléments. A la rigueur il se pourrait, quoique nous ne le pensions pas, que ces filaments fussent seulement le résultat de la superposition de deux ou trois bâtonnets.

VI. Diptères, Pl. IV, Fig. 163.

Parmi les diptères nous n'avons recherché la caryocinèse que dans les testicules des *Musca* et des *Syrphus*.

Les phénomènes que nous y avons observés concordent tellement avec ceux que nous venons d'énumérer chez les coléoptères et les lépidoptères, principalement dans la *Steropus madida* FIG. 135 à 156, que nous croyons pouvoir nous dispenser d'en parler. Comme preuve de ce que nous avançons, nous nous contenterons de mettre sous les yeux du lecteur, dans la FIG. 163, trois étapes de la caryocinèse d'un *Syrphus* : en *a* le boyau s'est scindé en anses parallèles ; en *b* la couronne équatoriale est formée, enfin en *c* les noyaux se reconstituent. On remarquera que la reformation des noyaux est calquée sur celle que nous avons décrite, p. 275, chez les coléoptères.

Les deux figures que Bütschli a données de la division du noyau dans les cellules blastodermiques de la *Musca vomitoria* représentent vraisemblablement les premiers stades de la division, ceux qui correspondent à nos FIG. 137, 138 et 163 *a*; mais, comme nous l'avons dit, l'élément nucléinien n'a pas été indiqué distinctement par ce savant.

VII. Hémiptères, Pl. III, Fig. 101—112.

Nous avons choisi comme objets d'étude dans ce groupe les punaises des bois, la punaise d'eau : *Nepa cinerea*, mais surtout l'aphrophore : *Aphrophora spumaria*. Toutes nos figures proviennent des larves de cette dernière espèce.

Les cellules testiculaires de l'aphrophore ont un aspect particulier, FIG. 101, 102, etc., qui est dû à ce que l'enchylème, d'ailleurs homogène et finement ponctué, est parsemé de granules plus grossiers et irréguliers de forme. Le noyau de ces cellules porte un filament continu dont les circonvolutions sont peu serrées, comme on peut le voir sur la FIG. 110.

1° La division commence par la forme pelotonnée; cette forme est à son début dans la FIG. 111. Ensuite le boyau se scinde suivant les deux modes connus, mais surtout suivant le mode parallèle FIG. 101; on rencontre en effet beaucoup plus rarement la FIG. 104 qui marque la division en bâtonnets éparpillés. On remarque dans cette dernière figure que le plasma nucléaire est finement et régulièrement granuleux. Le nombre des anses ou des bâtonnets résultant de l'un ou l'autre mode de division varie de six à douze.

La formation de la couronne équatoriale a lieu comme dans les groupes

précédents. Dans la FIG. **102**, les anses parallèles de la FIG. **101** se raccourcissent et gagnent en épaisseur pour constituer finalement une couronne semblable à celle de la FIG. **105**.

Les éléments de la FIG. **104** vont se porter vers la zone équatoriale, comme dans la FIG. **99**, et former ensuite la couronne de la FIG. **105** dont les bâtonnets, au nombre de douze, sont légèrement recourbés en dehors. On constate assez souvent cette sorte de courbure sur les éléments de la couronne de l'aphrophore; mais on y rencontre également des couronnes à bâtonnets rectilignes, et cela à la suite des deux modes de scission du boyau.

La FIG. **106** représente une cellule dont les couronnes des deux noyaux en division sont vues d'en haut; on y a représenté l'aster supérieur en projection sur les couronnes. Celles-ci n'ont que 6 bâtonnets qui sont tous rangés à la périphérie du fuseau.

2° La dislocation directe de la couronne équatoriale est indiquée dans la FIG. **107**; tous les bâtonnets en mouvement ont été figurés en élevant et en abaissant alternativement le tube du microscope. La FIG. **108** montre qu'ils arrivent aux pôles les uns après les autres; on en compte cinq à chaque extrémité du fuseau. Le petit nombre et le volume assez considérable des bâtonnets facilitent leur numération. En déplaçant les cellules à l'aide d'une légère pression exercée sur le cover, nous avons constaté à plusieurs reprises que ces sortes de couronnes polaires ne renferment que la moitié des éléments de la couronne équatoriale.

Néanmoins on rencontre aussi souvent des couronnes polaires qui sont autrement constituées; la FIG. **109** en donne un exemple. Elles sont formées d'un nombre considérable de bâtonnets recourbés et beaucoup plus ténus. Après avoir parcouru plusieurs préparations, où l'on a pu comparer côte à côte les FIG. **108** et **109**, on n'hésite pas à rattacher l'origine de ces couronnes à une division des bâtonnets. Mais où cette division se fait-elle? Nous ne pourrions le dire avec certitude, n'en ayant jamais rencontré d'exemple évident, ni dans les couronnes équatoriales ni dans les couronnes polaires. Nous n'avons pu recueillir qu'une seule indication à ce sujet; elle est consignée dans la FIG. **103**. Cette figure représente apparemment une couronne à bâtonnets allongés, du centre desquels la nucléine aurait émigré vers les extrémités, ou qui seraient en voie de subir la division transversale. Mais en tenant compte des observations précédentes, principalement de ce qui a été dit à propos des FIG. **65** et **130** qui sont semblables à la nôtre, il est naturel de l'interpréter dans le sens d'une division longitudinale : les deux moitiés, déjà reportées l'une vis-à-vis de l'autre, se tiendraient encore plus on moins par leurs extrémités étirées, et auraient

leurs branches fusionnées. D'après cette interprétation, la division longitudinale se ferait donc à l'équateur.

Pendant la reconstitution des noyaux nouveaux, il nous a paru que les bâtonnets des couronnes polaires se soudaient latéralement, c'est-à-dire bout à bout avec leurs voisins FIG. **109**, *b*, plutôt que de s'unir avec ceux qui leur sont diamétralement opposés(1). Dans tous les cas le boyau se refait de bonne heure. Nous avons vu dans trois préparations des noyaux qui étaient presque aussi développés que ceux de la FIG. **110**, et qui étaient encore dépourvus de membrane.

(1) Voir plus loin les *Arachnides*.

II.

Arachnides.

Pl. V, Fig. 164 à 202.

Nous avons étudié la caryocinèse de ce groupe dans diverses araignées : les *Tegenaria*, les *Clubiona*, les *Agelena*, les *Lycosa*, dans plusieurs phalangides, et enfin dans un scorpion, le *Scorpio occitanus*, que le Dr R. Warlomont a bien voulu nous envoyer vivant de Villefranche.

I. Première phase.

Nous savons que le boyau nucléinien, à l'état statique, est bien distinct chez les arachnides, et qu'il présente assez généralement des circonvolutions parallèles dans le sens du grand axe du noyau, fig. 165 et 166. De cette disposition à la forme pelotonnée du même genre, et à la séparation de cette dernière en tronçons fasciculés, il n'y a qu'un pas; aussi ce mode de division se rencontre-t-il fréquemment chez ces animaux.

I. Araignées.

1° La fig. 167 marque la forme pelotonnée du boyau dans la *Tegenaria atrica*. En comparant cette figure avec les deux précédentes, on voit que les anses nucléiniennes se sont élargies et régularisées tout à la fois. La membrane du noyau existe encore. Il n'y a pas d'asters à cette période, mais nous avons souvent observé, surtout vers les pôles, une disposition rayonnante des granules du cytoplasme, plus marquée encore que sur la fig. 167 : particularité qui est due, selon nous, à l'orientation des trabécules du réticulum plastinien, préludant à la formation des asters.

Nous venons de dire que la membrane nucléaire persistait jusqu'à présent. Mais une des choses qui nous a le plus frappé, c'est la précocité de sa résolution. Elle disparaît en effet pendant la période pelotonnée, et l'on voit alors le boyau se répandre dans toute la cellule, ainsi que l'indique la fig. 168. Malgré l'absence de membrane, le caryoplasma demeure en place, et conserve son aspect homogène et hyalin. Sans doute, les granules du cytoplasme y font irruption; mais ils se fusionnent en grande partie en arrivant dans le plasma nucléaire, ils ne demeurent visibles que sur les bords, fig. 168. Ces phénomènes se présentent également dans d'autres genres, par exemple dans les *Agelena*, la fig. 186 le prouve.

Ensuite les anses se rapprochent en se parallélisant FIG. 169, le noyau s'allonge, les anses se coupent et le fuseau devient visible aux deux pôles FIG. 170. Tous ces phénomènes s'exécutent en même temps et avec rapidité, car on ne trouve guère de transition entre les FIG. 169 et 170. On remarquera, sur cette dernière figure, que les anses ne se coupent pas toujours aux extrémités; on observera également que les granules du cytoplasme se sont effacés de plus en plus au pourtour de l'image caryocinétique. Les asters n'y sont pas encore visibles, bien que le fuseau soit déjà marqué aux deux pôles.

Le fuseau prend bientôt une extension rapide dans le sens de son grand diamètre; il est formé d'un grand nombre de filaments puissants et continus. En même temps les asters apparaissent et se répandent dans tout le cytoplasme. Ces deux phénomènes sont indiqués dans la FIG. 172. Alors les tronçons nucléiniens, qui se sont maintenus dans la zone médiane, se contractent et se raccourcissent. Ils sont encore moniliformes dans la FIG. 172, mais leurs nœuds s'effaceront au fur et à mesure qu'ils approcheront de la phase équatoriale. Cette phase est en outre marquée par l'incurvation de la partie médiane des bâtonnets vers l'intérieur du fuseau, FIG. 173. Il nous a semblé que la division du boyau en tronçons parallèles donne rarement naissance, dans cette espèce, à une couronne à bâtonnets droits comme celle de la FIG. 178 *e*; nous n'avons vu en effet que quelques cystes avec des couronnes de cette nature.

On a représenté dans la FIG. 171 une vue d'en haut et en coupe équatoriale des FIG. 170 et 172. On voit que, durant ces étapes, les bâtonnets parallèles sont distribués sur toute l'épaisseur du fuseau. Leur nombre varie de 18 à 24. Or, en examinant de la même façon un certain nombre de couronnes équatoriales analogues à celle de la FIG. 173, on observe que la plupart des éléments sont rangés côte à côte à la périphérie, et qu'il n'en reste le plus souvent que 3 ou 4 à l'intérieur; il en résulte que plusieurs bâtonnets internes de la FIG. 171 ont dû se porter vers l'extérieur pendant la formation de la couronne.

On observe aussi dans les *Tegenaria*, etc. le second mode de scission de la forme pelotonnée, la scission en bâtonnets épars, FIG. 179. Cette figure provient d'une *Tegenaria* des bois, dont l'espèce nous est inconnue. Ce mode sera décrit tout-à-l'heure; pour le moment nous nous contenterons de signaler à l'attention du lecteur la FIG. 180. Nous avons en effet rencontré plusieurs fois, à côté des couronnes formées d'éléments dont la courbure est tournée en dedans, des couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés en dehors, ainsi qu'on le voit dans cette figure.

La FIG. **178** représente un jeune cyste testiculaire d'une *Clubiona*, dessiné à un très fort grossissement (1/18,5); des dix cellules qu'il renfermait, sept ont été reproduites.

En *a*, le boyau pelotonné s'est scindé en vingt-deux tronçons épars, ondulés ou même recourbés, entre lesquels on aperçoit un plasma finement granuleux. Bien que la membrane nucléaire existe encore, ils se portent déjà vers la partie médiane du noyau. Dans l'étape suivante, *b*, le fuseau et les asters sont marqués, et les bâtonnets sont distribués irrégulièrement à toutes les profondeurs sur une large zone; en *c* ils s'accumulent de plus en plus à l'équateur. Là ils s'ordonnent en couronne régulière, *e*, après s'être placé verticalement, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de fuseau, *d*. La figure *d* indique la coupe optique équatoriale du fuseau et des bâtonnets, à l'étape qui précède immédiatement la couronne; tous les bâtonnets sont dressés, leur coupe l'indique, mais ils sont distribués sans ordre sur toute l'épaisseur du fuseau, et à des niveaux différents. Ils doivent donc subir encore divers déplacements pour venir se ranger régulièrement les uns à côté des autres, comme on le voit en *e*. En effet les couronnes, vues de face, montrent qu'il n'y a qu'un petit nombre de bâtonnets qui restent à l'intérieur du cercle périphérique.

Dans le cyste que nous avons représenté, les couronnes sont à bâtonnets droits, mais on trouve aussi des cystes dont les couronnes portent des bâtonnets recourbés en dedans, à l'instar de la FIG. **173**.

Nous avons déjà mentionné la FIG. **179**. Les deux noyaux qu'on y voit sont à l'étape *a* de la FIG. **178**, seulement les bâtonnets sont nettement recourbés dès l'origine. Pour le reste ils exécuteront tous les mouvements que nous venons de décrire avant d'arriver à la phase équatoriale.

II. Phalangides.

On retrouve chez les phalangides toutes les particularités signalées dans les araignées.

La scission du boyau se fait généralement en tronçons parallèles, FIG. **195**. On peut suivre sur la colonie représentée dans cette figure, en *a*, *b* et *c*, toutes les étapes de la première phase de la caryocinèse jusqu'à la formation des couronnes équatoriales. Celles-ci, dans le cas présent, sont toutes composées de bâtonnets incurvés en dedans; mais il n'est pas rare de trouver des cystes dont les couronnes sont toutes composées de bâtonnets droits et érigés.

III. Scorpionides.

Les FIG. **198** à **202**, représentent la caryocinèse chez un scorpionide.

La forme pelotonnée n'offre rien de saillant. Le boyau se débite, à la fin de cette période, en tronçons éparpillés dont la plupart sont fortement recourbés. Pendant que le noyau s'allonge et que sa membrane disparaît, les bâtonnets s'accumulent à l'équateur à la façon ordinaire. La FIG. **199** indique l'étape suivante, celle de la couronne équatoriale. Les nombreux bâtonnets — de vingt-deux à vingt-huit — qui composent cette couronne sont rangés, pour la plupart, côte à côte à la périphérie du fuseau, avec une régularité étonnante; aussi la partie médiane de ce dernier occupe-t-elle alors presque tout le diamètre de la cellule. La FIG. **199** montre également les asters du cytoplasme.

Nous n'avons pas observé, dans ce scorpionide, la scission du boyau pelotonné en anses parallèles. Nous demeurons néanmoins convaincu que nous aurions rencontré ce mode de division, si nous avions disposé d'une quantité plus considérable de matériaux, et si nous avions pu observer les cellules testiculaires aux diverses époques de l'année.

II. Seconde phase.

1° Formation des couronnes polaires.

a) La division longitudinale a souvent lieu au sein de la couronne des arachnides; cependant nous n'avons pu saisir tous les détails de son mécanisme.

Voici les faits que nous avons observés.

Il est rare qu'un indice de division se manifeste aux stades antérieurs à celui de la couronne. Nous avons seulement remarqué à trois ou quatre reprises que, chez les *Tegenaria*, les tronçons issus de la scission du boyau étaient creusés d'un canal hyalin; ce canal s'apercevait en coupe optique transversale des bâtonnets. La FIG. **179** et la figure A, *g* (en haut) indiquent cette particularité.

Sur un cyste de la *Tegenaria atrica* nous avons vu 3 ou 4 quatre couronnes équatoriales dont les bâtonnets, au nombre de 20 à 24, étaient traversés par une bande claire, d'une grande netteté dans la partie centrale mais estompée aux extrémités. En outre, on rencontre fréquemment dans les *Tegenaria* la FIG. **174**, et des images analogues à celle de la FIG. **194**. On reviendra plus loin sur ces deux figures.

Certaines images fournies par la *Clubiona* d'où provient le cyste de la

FIG. **178** complètent ces premières données; elles sont reproduites dans les FIG. **191** à **194**, et elles ont été observées dans les circonstances suivantes. A l'intérieur de 5 ou 6 colonies nous avons remarqué, mais sur une ou deux cellules seulement, la FIG. **191** se trouvant côte à côte avec des couronnes équatoriales dont les 22 à 26 bâtonnets portaient également une bande médiane incolore. Nous avons trouvé une fois la FIG. **192** mélangée aux deux précédentes. Enfin, dans des préparations faites au mois de juin dernier, nous avons rencontré pêle-mêle et en grand nombre les FIG. **192**, **193** et **194**. Nous avons fait, à cette époque également, la même observation sur la lycose d'où nous avions tiré antérieurement les FIG. **188** à **190**.

En fait d'images pouvant se rapporter à la division longitudinale, nous n'avons trouvé dans l'*Agelena labyrinthica* que la FIG. **187**, qui est identique avec la FIG. **174** de la *Tegenaria*, et des couronnes polaires à bâtonnets minces et nombreux, analogues à celle de la FIG. **184**; mais ces deux sortes de figures y étaient assez abondantes.

De cet ensemble d'observations on peut conclure à l'existence de la division longitudinale.

On n'a représenté, dans les FIG. **191** à **194** et dans les FIG. **174** et **187**, que la moitié des bâtonnets, ceux de l'hémisphère supérieur du fuseau. Ils sont au nombre de 26 et 24 dans les FIG. **192** et **193**; les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont donc dédoublés. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires de la FIG. **194** plaident également en faveur d'une division.

Quant à la FIG. **191** elle n'est susceptible que d'une interprétation : les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont mis en mouvement avant d'avoir achevé leur dédoublement; celui-ci ne sera complet que dans les couronnes polaires.

Les FIG. **174** et **187** marquent vraisemblablement la dislocation de la couronne après la division longitudinale, vu le grand nombre de leurs bâtonnets. Malheureusement il serait difficile de dire comment le départ des bâtonnets s'y effectue. Mais en comparant cette figure avec notre FIG. **48**, *a* et avec les figures métacinétiques analogues, quoique plus riches en bâtonnets, de STRASBURGER, de HEUSER, etc., on peut admettre que les bâtonnets jumeaux se détachent d'abord par une extrémité en restant unis par l'autre pendant quelque temps.

Le lecteur aura remarqué combien les FIG. **174** et **187** diffèrent d'aspect des FIG. **192** et **193**. Dans celles-ci en effet les bâtonnets rectilignes, placés côte à côte et à la même hauteur, s'acheminent vers les pôles, l'une de leurs extrémités dirigée en avant, et en formant deux séries régulières et parallèles.

En outre les bâtonnets correspondants de chaque série se trouvent invariablement sur un même filament du fuseau. Ces diverses particularités se rencontraient sur toutes les figures qui étaient à ce stade dans les diverses préparations de *Clubiona* ou de *Lycosa* que nous avons faites à la fin de juin. Pour les expliquer il semble naturel d'admettre que les bâtonnets jumeaux de la couronne, séparés de bonne heure, glissent l'un contre l'autre, l'un vers le haut, l'autre vers le bas, au lieu de se détacher progressivement, soit par le milieu, soit par une extremité.

Quant au mode intime de la division au sein de chaque bâtonnet, nous l'avons représenté dans la FIG. *A*, *g*. Le canal hyalin central s'élargit en refoulant la nucléine sur les côtés, en même temps que le bâtonnet s'aplatit. Puis un étranglement médian se dessine qui achève la séparation de la nucléine en coupant le bâtonnet. Au bas de la figure, on voit les deux nouveaux filaments encore unis par la partie soudée du fond de l'étranglement. Nous avons suivi ces phénomènes sur les bâtonnets de la FIG. **191**, et sur ceux des couronnes des *Tegenaria*, vus en coupe optique.

Nous n'ajouterons qu'un mot au sujet des phalangides et des scorpionides.

Nous n'avons pas remarqué dans ces groupes la division longitudinale *in situ* durant la phase équatoriale. Néanmoins cette division s'y fait. On peut s'en convaincre pas l'étude des phases subséquentes à la dislocation des couronnes, surtout chez le scorpion; on y voit en effet fréquemment la FIG. **200**. Cette figure est pour ainsi dire calquée sur celles que nous ont offertes au même stade les bacilles, les coléoptères et les lépidoptères; on y voit également deux séries d'éléments en forme de fer-à-cheval et placés en opposition mutuelle. Ces éléments sont d'ailleurs beaucoup plus ténus que ceux des couronnes équatoriales, et leur nombre est considérable. Les couronnes polaires qu'on trouve dans les préparations, FIG. **201** et **202**, possèdent les mêmes caractères, et accusent également l'existence d'une division longitudinale.

L'analogie que nous venons de signaler entre ces arachnides et les groupes précités semble indiquer que la couronne s'y défait de la même manière. Les bâtonnets, après leurs division, y exécuteraient donc les divers mouvements que nous avons décrits chez la *Cetonia hirtella* et chez le *Bacillus linearis*, mouvements qui sont assez différents de ceux que nous avons cru remarquer chez les araignées.

Quel que soit d'ailleurs leur mode de séparation et la forme qu'ils affectent pendant leur descente, les bâtonnets, arrivés à destination, se recourbent en U, s'ils n'ont déjà cette forme, et se placent côte à côte sur un cercle dont le pôle occupe le centre. Ainsi est formée la couronne polaire, qui frappe toujours par sa grande régularité; cette couronne est représentée dans les FIG. **183**, **184**. **194**, **196** *a*, **201** et **202**.

b) Il résulte de la discussion précédente que la division longitudinale peut avoir lieu à l'équateur dans les diverses espèces d'arachnides que nous avons examinées.

Mais ce phénomène constitue-t-il un fait général?

La FIG. **191** prouve déjà que la division ne s'achève pas nécessairement dans la couronne équatoriale. Mais les figures dont il nous reste à parler semblent indiquer qu'elle peut faire défaut, ou du moins, si elle a lieu, qu'elle doit s'exécuter dans les couronnes polaires.

Nous connaissons la colonie de la FIG. **178**, qui provient de la *Clubiona* dont nous n'avons parlé jusqu'ici; on en a trouvé 5 ou 6 semblables dans deux préparations faites à la mi-mai.

On s'est attaché avec soin à dessiner dans chaque fuseau tous les bâtonnets qu'il fut possible d'y découvrir en élévant ou en abaissant le tube du microscope, et en déplaçant la colonie, hormis en *g* toutefois où il n'y en a que la moitié de reproduits. Les cellules *g* et *f* montrent la dislocation de la couronne et le retour des éléments vers les pôles. Ces phénomènes se passant exactement comme dans les sauterelles p. 257, nous n'y reviendrons pas. On compte en *f* dix bâtonnets dans chaque groupe, c'est-à-dire la moitié seulement des éléments de la couronne équatoriale.

Nous avons trouvé quelques cystes semblables chez les *Tegenaria* et chez les *Lycosa*. La FIG. **175** provient d'une colonie de la *Tegenaria atrica* ; les FIG. **181** et **182** d'une colonie de la *Tegenaria* des bois; enfin les FIG. **188** et **189** sont tirées d'une *Lycosa*, et la FIG. **190** d'une autre colonie de la même espèce. Nous avons malheureusement omis d'inscrire la date des observations. Il est aisé de s'assurer par l'inspection de ces figures, — sur lesquelles tous les bâtonnets visibles ont été gravés, excepté dans la FIG. **190**, — que les couronnes polaires ne renferment que la moitié des éléments de la couronne équatoriale. On peut y voir aussi que les bâtonnets recourbés présentent généralement la courbure en avant durant leur marche vers les pôles. Notons encore que, pendant ce trajet, les bâtonnets s'allongent en perdant de leur épaisseur FIG. **182**, **178** *f*, ou conservent la forme et les dimensions qu'ils avaient dans la couronne FIG. **190**, etc.

Pour terminer nous ferons remarquer que la numération des bâtonnets était relativement aisée dans les cystes précités, tant à cause de leur volume considérable que de leur coloration intense sous l'action du vert de méthyle.

Nous n'avons pu décider par l'observation si la division longitudinale se fait ensuite dans les couronnes polaires.

2° Reconstitution des noyaux.

La reconstitution des noyaux nouveaux se fait chez les araignées comme chez les orthoptères; seulement certains détails importants y sont perçus avec une netteté beaucoup plus grande.

A partir de la dislocation de la couronne équatoriale, le fuseau s'allonge sensiblement et reporte les couronnes polaires dans le protoplasme granuleux; en même temps les asters s'effacent, et les granules du cytoplasme se portent en abondance dans la portion du fuseau qui avoisine les couronnes FIG. **176**, **177**, **183** et **184**. Ensuite les rayons de ces dernières se soudent. La manière dont cette soudure s'effectue est remarquable. Les anses s'allongent et se recourbent en dedans par leur extrémité antipolaire, comme on le voit nettement dans la FIG. **183**, figure qu'on rencontre très souvent chez les araignées et chez les scorpions; ces extrémités s'avancent ensuite l'une vers l'autre, et s'unissent deux à deux à leur rencontre au centre de la couronne. Ce point devient ainsi le second pôle du noyau *p'*, le premier, *p*, étant situé du côté des asters. Lorsque les couronnes, au lieu d'être sphériques comme celles des FIG. **183** et **176**, sont elliptiques FIG. **184**, le boyau se reforme de la même manière; seulement les deux pôles demeurent allongés ou linéaires, momentanément du moins, FIG. **177** et **185**. Telle est l'origine du parallélisme si frappant que nous avons signalé entre les circonvolutions nucléiniennes et l'axe organique du noyau au repos, FIG. **165** et **166**.

Au moment où le boyau est reformé, il est encore assez souvent entouré de protoplasme ordinaire et granuleux FIG. **177***a* et **185** *a*. Mais peu à peu ces granules s'effacent ou se fusionnent entre les anses et sur leur pourtour à une distance variable; la nouvelle membrane naît ensuite à la périphérie de cette zone modifiée, *b*. Nous devons ajouter cependant que nous avons rencontré plusieurs fois des noyaux dont la jeune membrane, parfaitement visible, limitait une sphérule protoplasmatique plus granuleuse même que le cytoplasme environnant. Ces variations dépendent peut-être de la précocité plus ou moins grande qui se remarque dans l'apparition de la membrane.

Le nouveau noyau, au moment de sa reconstitution, est habituellement ellipsoïdal, son grand axe de figure étant perpendiculaire à la ligne qui joint les pôles, c'est-à-dire à son *axe organique*. Mais pendant le développement subséquent, le premier s'atténue et les anses se resserrent latéralement en s'infléchissant vers les pôles *p* et *p'*. C'est ainsi que le noyau devient sphérique FIG. **165**, ou même légèrement allongé dans le sens du diamètre polaire FIG. **166**.

Chez le *Scorpio occitanus* le noyau se refait comme dans les araignées, et les nombreuses circonvolutions du boyau y sont également bien orientées; aussi les nouveaux noyaux, vus de face, présentent-ils souvent une structure rayonnée.

Quant aux phalangides, nous noterons seulement un détail. Les couronnes polaires, d'abord régulières FIG. **196** *a*, se modifient parfois notablement; leurs éléments paraissent se déplacer latéralement en élargissant la couronne pour se mettre bout à bout en forme de zigzag, *b*. Le boyau qui résulte de leur fusion est irrégulier, et il conserve ses irrégularités pendant le développement du noyau, *c*; c'est de là, croyons-nous, que provient l'aspect tourmenté qu'il présente dans certains noyaux au repos, FIG. **197**. Il n'est pas rare cependant de voir dans des préparations entières des noyaux dont les anses parallèles se croisent aux deux pôles, ainsi que nous l'avons dit à la page 198.

III.

Myriapodes

Pl. VI, Fig. 203 à 217. — Pl. VIII, Fig. 300-314; *Biologie*, Fig. 36 et 100.

La caryocinèse des myriapodes n'a pas été plus étudiée que celle des arachnides. Nous l'avons suivie dans diverses espèces que nous rangerons en deux groupes : le *Lithobius forficatus*, les *Geophilus* et le *Scutigera arachnoïdes* d'une part, et la *Scolopendra dalmatica* de l'autre. Ces deux groupes offrent en effet des particularités assez notables pour que nous en parlions séparément.

I. Premier groupe, Fig. 203 à 217.

A diverses reprises nous avons appelé l'attention sur les caractères remarquables du noyau de ces chilopodes. Le lecteur voudra bien se rappeler ce que nous avons dit touchant la constitution de sa large zone protoplasmatique et celle de son nucléole-noyau p. 201-209, en jetant les yeux sur les FIG. 210, 216 et 217 de la PL. VI. Ce noyau est généralement dépourvu de nucléoles plasmatiques.

Première phase de la caryocinèse.

Malgré le volume exceptionnel du noyau, les premiers phénomènes de la caryocinèse sont assez difficile à saisir dans les cellules testiculaires du *Lithobius*, car leur cytoplasme est dense et épais, tandis que le filament nucléinien de leur nucléole est d'une grande ténuité.

Le début de la caryocinèse s'annonce par un changement d'aspect du noyau; celui-ci devient plus homogène et moins granuleux. En même temps le boyau nucléinien se marque davantage et se colore plus intensément par le vert de méthyle. Bientôt la membrane du nucléole se disloque et disparaît comme telle; le boyau se détend alors et se répand dans le noyau tout entier FIG. 213, *a*. A cette époque le noyau a conservé sa forme sphéroïdale, ou il s'est un peu allongé comme on le voit dans la figure indiquée.

Pendant que surviennent ces changements le cytoplasme entre lui-même en mouvement, et les asters se dessinent; ceux-ci sont en effet très apparents au stade *a* de la FIG. 213, bien qu'il soient loin encore d'envahir tout le cytoplasme. Dans cette figure ils sont contigus à la membrane du noyau.

Les phénomènes subséquents sont variables suivant le mode de scission de la forme pelotonnée; ce mode est double en effet comme dans la plupart des arthropodes.

Le premier mode est indiqué par la FIG. 203. Les anses du boyau de la FIG. 213*a* se parallélisent de plus en plus et se coupent aux extrémités, et le noyau s'allonge aux deux pôles pendant que sa membrane s'efface entièrement. Tous ces phénomènes sont concomitants, ou du moins ils s'exécutent avec une telle rapidité qu'on ne peut noter l'ordre de leur succession. Le noyau prend ainsi la forme d'un fuseau effilé. Il est formé d'un grand nombre de filaments plastiniens, plongés dans un plasma hyalin et légèrement granuleux; chacun d'eux porte dans sa partie médiane un tronçon nucléinien. On remarquera dans la FIG. 203 combien ces tronçons sont longs et minces; ils portent la marque évidente d'un étirement, dû sans doute à l'extension subite du noyau et des filaments auxquels ils adhérent. Il en est qui couvrent leur fil d'un bout à l'autre, et dont l'épaisseur est tellement réduite qu'on a peine à y saisir des traces de coloration sous l'action du vert de méthyle.

Mais cet état dure peu. Les éléments nucléiniens se racourcissent aussitôt et se ramassent sur une zone médiane dont la largeur diminue progressivement, FIG. 204; leur coloration s'accentue dans le mesure de leur épaississement, et l'on parvient alors à les compter. On en trouve de 16 à 24, tantôt moins tantôt plus, ce nombre variant beaucoup avec les dimensions des cellules. Vus d'en haut et en coupe optique, ils présentent l'aspect de la FIG. 171, PL. V; ils sont donc distribués dans toute l'épaisseur du fuseau.

La formation de la couronne équatoriale suit de près l'étape précédente. Les bâtonnets, devenus de plus en courts, s'infléchissent en dedans par leur partie médiane, ou bien restent érigés sur leur filament, FIG. 205, *a* et *b*. On trouve en effet ces deux sortes de couronnes, mais celle à bâtonnets recourbés nous a paru la plus commune.

Les *Geophilus* et les *Scutigera* présentent les mêmes phénomènes, seulement les figures caryocinétiques y sont généralement plus déliées et moins démonstratives.

Nous avons constaté également dans tous ces chilopodes l'existence du second mode de scission du boyau, celui à bâtonnets éparpillés. La FIG. 208 montre que ces bâtonnets sont répandus sans ordre apparent dans tout le noyau; elle montre également que la scission peut se faire de bonne heure, alors que le noyau possède encore la forme sphéroïdale. Nous avons rencontré de pareilles figures en assez grand nombre dans le *Scutigera*. Cependant, en général, la scission s'achève seulement lorsque le noyau a pris la forme de la FIG. 213, *a*.

Ce mode de division paraît plus rare que le précédent; néanmoins nous n'oserions nous prononcer sur ce point. Au mois de juin dernier nous en avons vu de nombreux exemples dans cinq ou six préparations de *Lithobius*,

tandis que sur des préparations provenant d'autres individus capturés en même temps, nous trouvions uniquement des divisions parallèles. La cause de ces variations nous échappe.

Quoi qu'il en soit, les bâtonnets de la FIG. **208** se rassemblent insensiblement dans la zone médiane FIG. **209**, et là ils s'ordonnent en couronne équatoriale. Nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons dit antérieurement sur ces mouvements, en particulier chez les sauterelles et les *Chelonia* p.p. 255 et 277; nous serons du reste obligé de revenir sur ce point en parlant des scolopendres.

Les asters apparaissent tôt dans ce mode comme dans le précédent; la FIG. **208** le prouve. Nous avons remarqué que chez le *Scutigera* ils se forment à une certaine distance du noyau, mais nous ne saurions dire si ce phénomène est aussi constant que chez la scolopendre. Dans tous les cas les asters sont loin d'être aussi puissamment développés que dans les panorpes, les *Chelonia,* etc. Chez les *Lithobius* surtout ils sont peu marqués et n'occupent généralement qu'une portion assez restreinte du cytoplasme.

Seconde phase.

1° Les initiales de la dislocation de la couronne sont difficiles à saisir chez le *Lithobius*, à cause de la petitesse des bâtonnets. Nous avons rencontré fréquemment l'image de la FIG. **205**, *c*. Nous connaissons cette image; elle est identique à celle des FIG. **65**, **105**, surtout **128** *b*, et nous pensons qu'elle doit être interprétée de la même manière. Les bâtonnets jumeaux, issus de la division longitudinale, auraient opéré leur demi-révolution, mais ils seraient encore retenus par leurs extrémités étirées. Nous reproduisons à dessein les deux figures suivantes, qu'on rencontre de temps en temps et qui sont assez communes dans certaines préparations, parce qu'elles semblent appuyer cette interprétation. Les éléments en marche vers les pôles sont irréguliers, et comme tourmentés par la traction qu'ils auraient subie à l'équateur pour se dégager. On dirait même que la division n'est pas achevée dans quelques-uns d'entre eux. Pour être vrai nous devons avouer cependant que la supputation des éléments des pôles se traduit le plus souvent par un nombre qui est de beaucoup inférieur à celui des bâtonnets de la couronne équatoriale; on peut s'en convaincre en jetant les yeux sur les FIG. **211** à **215**, qui ont été dessinées avec exactitude. Mais on aurait tort, dans le cas présent, d'attacher trop d'importance à cet élément d'appréciation, tant il est malaisé de distinguer les bâtonnets contigus ou superposés, à cause de leur ténuité et de leur grande altérabilité.

Pour le reste les bâtonnets, à leur arrivée aux pôles, se recourbent en U et s'ordonnent en couronne régulière : les FIG. **211**, **213** *b* et la FIG. **36** de la *Biologie* en font foi.

Chez le *Lithobius* les asters disparaissent pendant cette période. Lorsque les couronnes polaires sont achevées, on n'en remarque plus de trace FIG. **211** et **213**, et il arrive même qu'ils ne sont déjà plus visibles pendant la phase équatoriale. Ils se maintiennent plus longtemps chez le *Scutigera;* néanmoins ils s'effacent promptement. Cela provient sans doute de ce qu'ils sont peu accentués, mais il faut tenir compte également de l'extension que le noyau subit. En effet, à partir de la destruction de la couronne équatoriale, un regain d'allongement se manifeste dans le noyau, et, à l'étape des couronnes polaires, ce dernier présente des dimensions exceptionnelles FIG. **211**, **213**. Il est naturel d'admettre que c'est cet allongement subit qui, en repoussant les asters, les comprime et en détermine la dislocation.

2° Nous arrivons à la reconstitution des noyaux nouveaux. Ce phénomène présente chez les *Lithobius* un intérêt particulier, car il s'exécute en plusieurs temps. On peut en effet y distinguer deux étapes : *a*) la formation du nucléole; *b*) la formation du noyau proprement dit.

a) La nucléole se reconstitue le premier, et à la façon d'un noyau ordinaire.

Les couronnes polaires sont à peine établies qu'elles sont envahies par les granules du cytoplasme, en telle abondance que les filaments des extrémités du fuseau en sont masqués FIG. **211** et **213**, *b*. Elles perdent alors de leur régularité, leurs bâtonnets sont comme bouleversés et jetés en désordre. Les granules qui les entourent s'effacent bientôt, et l'on voit naître une membranule qui sépare le massif nucléinien du protoplasme environnant FIG. **213** *c* et **215**. A cette époque le boyau n'est pas encore entièrement reformé, comme on peut le constater sur les figures précitées, ainsi que sur la FIG. **100** de la *Biologie*. Il s'achève lentement; peut-être ne s'achève-t-il pas toujours, surtout lorsque les divisions se succèdent rapidement. C'est en effet à cette dernière circonstance qu'il convient, selon nous, de rattacher ce fait que, dans un certain nombre de nucléoles, le filament se montre fragmenté.

b) Nous venons de dire que les granules du cytoplasme se fusionnent entre les bâtonnets des couronnes et sur leur pourtour. Cette fusion se continue après la formation de la membrane nucléolaire, mais elle est plus ou moins complète et s'étend à des distances variables. C'est ainsi que, dans la FIG. **213** *c*, l'auréole hyaline qui en résulte est très étendue, tandis qu'elle ne se remarque pas sur la FIG. **215**. Les FIG. **210**, **213** *c* et **214** à **217** résument

les diverses modifications que nous avons observées sous ce rapport. Ici c'est le réticulum qui est plus apparent, là ce sont les granules; ici le protoplasme est hyalin et porte même des vacuoles, là il est sombre et riche en granulations grossières, plus grossières parfois que celles du cytoplasme périphérique.

Mais, quelles que soient ces modifications, il se forme à l'entour du nucléole une zone différentiée, généralement plus claire que le restant de la cellule. Cette zone fera désormais partie du nouveau noyau; en effet, c'est à sa phériphérie que la membrane nucléaire s'établit, les FIG. 214 et 217 le démontrent. Les trabécules réticulaires qui la limitent commencent par s'épaissir et se marquer plus fortement FIG. 214, 217 *an*. Ensuite elles se régularisent pour former un liséré circulaire composé de une ou peut-être de plusieurs rangées de mailles, pendant que l'enchylème qui remplit ces dernières prend de la consistance et se solidifie par sa transformation en plastine ou en élastine FIG. 217, *bn*. Vue en coupe optique, la jeune membrane fait alors l'impression d'une lamelle homogène et à double contour. Le noyau est ainsi achevé. (1)

Rappelons en terminant un détail intéressant signalé par GILSON (2): Lors de la dernière division, celle qui donne naissance aux cellules spermatiques, la membrane nucléaire ne se reforme plus; le noyau reste donc à l'état de nucléole-noyau.

II. Second groupe, Fig. 300 à 314.

Le cytoplasme des cellules quiescentes de la *Scolopendra dalmatica* est organisé comme celui des lithobies et des scutigères. Sa charpente est constituée par un puissant réticulum plastinien dont les trabécules circonscrivent, comme dans les autres chilopodes, des mailles polygonales de grandeur inégale. Ces mailles sont vaguement orientées vers le noyau, et elles sont remplies d'un enchylème hyalin, chargé de nombreux granules dont la forme et le volume sont assez variables, FIG. 300.

Mais leur noyau, nous le savons déjà(3), présente une organisation différente. Il se distingue de celui des lithobies par deux caractères : le boyau y est uniformément distribué, et le nucléole *np* qu'on y aperçoit FIG. 300 n'est pas un nucléole-noyau, mais un *nucléole plasmatique*. Sa constitution est donc celle d'un noyau ordinaire. L'élément nucléinien, d'ailleurs volumineux, est généralement irrégulier, bosselé, parfois moniliforme, et, sur la plupart des noyaux, on aperçoit entre ses anses un caryoplasma granuleux et réticulé FIG. 300.

(1) La formation de la membrane du noyau est donc calquée sur celle de la membrane cellulaire *Biologie*, p. 256.)

(2) G. GILSON : p. 50; PL. I, FIG. 6, 7 et 8.

(3) Voir la *note* (4), p. 207.

La membrane cellulaire *m*, FIG. 300, et la membrane nucléaire *mn*, FIG. 301 sont douées de la même organisation. Elles possèdent toutes deux un double contour, et les fines granulations dont leur surface est parsemée indiquent qu'elles ont une structure réticulée; ces granulations sont dues en effet aux épaississements qui se marquent aux points de jonction des trabécules.

La caryocinèse des cellules testiculaires de la scolopendre offre quelques détails remarquables; nous allons les résumer brièvement, en choisissant pour objet de notre description les métrocytes les plus volumineuses, et par conséquent les plus jeunes.

1° Le début de la caryocinèse s'annonce par plusieurs phénomènes concomitants : la scission du boyau, la fusion du nucléole, l'apparition des premiers rudiments du fuseau et enfin la naissance des asters.

a) On peut dire que la forme pelotonnée n'existe pas dans la scolopendre. Le boyau quiescent ne s'épaissit ni ne se régularise, il n'élargit pas non plus ses anses; il ne fait apparemment que se segmenter. On peut suivre pas à pas cette segmentation. On voit en effet la nucléine se porter et s'accumuler dans les portions renflées, ou les ventres du boyau, qui se gonflent et se colorent en proportion. Au commencement ces ventres sont reliés par de minces filaments, que le vert de méthyle colore encore en totalité ou en partie, ainsi que le montre la FIG. 301. Mais l'émigration de la nucléine continuant toujours, la coloration disparaît sur les portions intermédiaires; l'étui plastinien y reste seul. Ensuite ce dernier s'étrangle ou se disloque, et les bâtonnets nucléiniens deviennent indépendants; c'est ce qu'indique la FIG. 302.

En même temps que le boyau se segmente, le nucléole se liquéfie pour enrichir le caryoplasma; c'est en vain que nous l'avons recherché dans les phases subséquentes.

b) Les bâtonnets sont rarement éparpillés d'une manière uniforme dans tout le noyau; ils sont groupés à certains endroits au nombre de 3 ou 4, ainsi que le montre la FIG. 302. Cette particularité permet à l'observateur de scruter l'intérieur du noyau avec assez de facilité. On y découvre alors plus facilement la portion plasmatique, à la fois réticulée et granuleuse. Nous avons dessiné ce caryoplasma avec toute l'exactitude possible dans la FIG. 302 et dans la FIG. 301. A la périphérie les trabécules du réticulum simulent de petits fuseaux dont la pointe est dirigée vers la membrane; mais au centre elles continuent à former un réticulum ordinaire(1). Cette disposition radiée des trabécules indique, nous semble-t-il, que le caryoplasma se met en mouvement, et que le fuseau commence à s'élaborer.

(1) Ces simulacres de fuseaux ne sont donc que de simples dépendances du réticulum plastinien. Voir plus haut, p. 201, la *note* (3).

c). Pendant que ces changements s'exécutent au sein du noyau, le cytoplasme entre lui-même en activité. Ses granules se régularisent et se distribuent avec plus d'uniformité; en même temps les asters s'y dessinent en deux points opposés. Chose remarquable! Ces deux points sont toujours situés à une très grande distance du noyau, ainsi que le lecteur peut le constater sur les FIG. **301** et **302**, et rien ne les rattache à ce dernier. A ce moment le cytoplasme interposé conserve son aspect ordinaire; nous n'avons pu y saisir la moindre modification apparente. Remarquons d'ailleurs que le noyau n'a pas subi de changement extérieur; il a conservé sa sphéricité, et sa membrane est entière. L'influence du noyau sur la production des asters ne peut donc être, dans le cas présent, qu'une influence cachée et s'exerçant exclusivement par voie osmotique.

Les rayons des asters convergent ou se croisent en un même point; on peut s'en assurer en regardant les asters de face, on n'y voit pas d'auréole centrale FIG. **309**. En dessous de ce point on remarque parfois un ou plusieurs corpuscules, les corpuscules polaires. Ces corps sont constamment situés en deça du point de croisement des rayons, c'est-à-dire du côté du noyau FIG. **301**, *cp*. Celui-ci ayant conservé sa membrane, il est évident que les corpuscules polaires ne peuvent en dériver, sinon par osmose; mais une pareille provenance ne peut se constater par l'observation. En outre leur présence est inconstante; ainsi sur dix cellules prises au hasard, quatre seulement en étaient munies. Il ne paraissent donc jouer aucun rôle marquant dans la division (1).

2° Ensuite le noyau se bombe et s'effile vers les asters, ainsi que l'indique la FIG. **304**. Les trabécules du réticulum plastinien s'orientent alors visiblement dans le sens de cet allongement. La membrane nucléaire *mn* se maintient toujours; elle se reconnait aisément à ses granulations. Mais elle disparait bientôt, pendant que le fuseau s'allonge et que les bâtonnets se retirent vers l'équateur FIG. **305**. On remarquera sur cette figure un détail intéressant : bien que le fuseau soit parfaitement constitué, ses deux pôles sont encore très éloignés des asters; il n'a jusqu'à présent aucun rapport visible avec ces derniers. Nous avons vu plus de 20 figures semblables dans deux préparations; elles sont donc normales. Ce n'est qu'en continuant à s'étendre que les pointes du fuseau finissent par atteindre les asters FIG. **306**.

Les bâtonnets, jetés pèle-mèle jusque là, s'ordonnent alors en couronne équatoriale FIG. **307**. Cette couronne est rarement régulière; nous avons

(1) Nous avons rarement rencontré ces corpuscules chez les autres arthropodes. Ajoutons encore un mot. Ces corps nous ont paru liquides, ou semi-liquides, plutôt que solides; on dirait qu'ils ne sont que des gouttes de l'enchylème hyalin contenu dans les mailles au point d'où débutent les asters.

dessiné dans la figure précédente la couronne la mieux ordonnée parmi celles que nous avons observées. Aussi lorsqu'on les regarde de face, c'est-à-dire par le pôle, leurs bâtonnets sont toujours irrégulièrement disposés FIG. **308**. On compte de 20 à 24 éléments dans les couronnes, ainsi que dans les figures précédentes. Leur partie médiane est généralement un peu courbée vers l'intérieur du fuseau.

Pendant la phase équatoriale les asters ont envahi tout le cytoplasme et les granules de l'enchylème se sont amoindris considérablement; les cellules prennent alors l'aspect qui est indiqué par la FIG. **307**. Tout le réticulum plastinien est transformé en rayons, et l'enchylème, devenu beaucoup plus homogène, ne renferme plus que des granules d'une extrême petitesse; le cytoplasme a donc subi une métamorphose complète. On peut suivre sur ces cellules, mieux encore que sur celles de la panorpe p. 285, le développement progressif des asters aux dépens du réseau plasmatique. On voit clairement dans la FIG. **309**, représentant un aster naissant vu de face, la transformation graduelle des trabécules en rayons puissants. Ceux-ci demeurent d'ailleurs toujours réunis par des trabécules transversales, surtout dans la région équatoriale. L'étude de cet objet ne laisse subsister aucun doute dans l'esprit de l'observateur sur la nature et l'origine des asters. Ces phénomènes se constatent du reste, comme nous l'avons vu, chez les autres arthropodes PL. III, FIG. **84**, **85**, **100**, etc., et nous en rencontrerons de nouveaux exemples chez les crustacés.

3° Nous avions cru en découvrant les volumineuses figures caryocinétiques de la scolopendre que nous arriverions facilement à saisir les phénomènes qui se passent dans la couronne équatoriale. Cependant nous n'avons pu obtenir tous nos apaisements concernant la division longitudinale. La seule image où nous ayons remarqué un indice de cette division est reproduite dans la FIG. **310**. Nous avons trouvé dans cette couronne quatre bâtonnets géminés dont l'aspect rappelle les figures de STRASBURGER, figures qui sont interprétées par cet observateur dans le sens d'une division longitudinale. La FIG. **311** est beaucoup plus fréquente. On y voit, à l'équateur, un très grand nombre de bâtonnets minces qui commencent leur acheminement vers les pôles. Ces figures prouvent évidemment qu'une division est intervenue. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires FIG. **312** *x* le démontrent également. En rapprochant ces figures de la FIG. **310**, et en tenant compte de ce qui se passe dans d'autres groupes, on peut conclure avec probabilité à l'existence de la division longitudinale (1).

(1) Pour conclure avec certitude il aurait fallu trouver un plus grand nombre de bâtonnets géminés, ou en rencontrer dans plusieurs couronnes. Bien que les éléments constituants des bâtonnets dont il s'agit, éléments qui ont été dessinés exactement dans la fig. 310, soient beaucoup plus minces que les bâtonnets simples de la couronne, il se pourrait cependant à la rigueur que le bâtonnets géminés fussent seulement le résultat de l'accolement de deux de ces derniers.

A leur arrivée aux pôles les éléments se rangent côte à côte et prennent plus ou moins la forme d'un U, FIG. 312 et 313. Leur ensemble constitue un croissant dont la concavité est tournée vers les pôles. Quant à dire ce qui se passe ensuite dans ses couronnes denses et serrées, ce serait chose impossible. Les croissants prennent généralement la forme sphérique avant de s'entourer d'une membrane. L'apparition de cette dernière est tardive : dans la FIG. **314** elle n'existe pas encore sur le noyau supérieur, elle commence seulement à se dessiner sur l'inférieur. On voit qu'elle n'ait ici, comme d'habitude, à la périphérie du nouveau caryoplasma hyalin.

A l'inverse de ce qui a lieu chez les lithobies, les asters se maintiennent très longtemps dans la scolopendre; on les retrouve encore lorsque la membrane nucléaire s'établit. Le retour du cytoplasme à l'état quiescent se fait donc avec lenteur et d'une manière insensible.

IV.

Crustacés.

Pl. VI, Fig. 219 à 241; Pl. VII, Fig. 244 à 267.

Nos observations sur la caryocinèse des crustacées sont assez étendues. Elles ont porté sur divers groupes et sur un certain nombre d'espèces appartenant à chaque groupe : l'*Oniscus asellus*, l'*Armadillo asellus*, l'*Asellus aquaticus* et le *Gammarus pulex* parmi les édriophthalmes; la *Squilla mantis* parmi les stomatopodes; les *Crangon vulgaris* et *cataphractus* parmi les carides; enfin le *Maja squinado*, l'*Inachus scorpio*, la *Dromia vulgaris*, le *Carcinus menas*, l'*Acanthonyx lunulatus*, le *Xantho rivulosus*, les *Portunus depurator* et *holsatus*, la *Lupa hastata*, l'*Eryphia spinifrons*; la *Gebia littoralis*, les *Pagurus bernhardus*, *striatus* et *callidus*, le *Paguristes maculatus*, l'*Eupagurus Prideauxii*, le *Scyllarus arctus*, le *Clibanarius misanthropus*, etc., parmi les décapodes.

En général, on retrouve dans les crustacés toutes les particularités qui ont été signalées dans les autres groupes d'arthropodes; mais les détails de la division y sont généralement plus difficiles à apercevoir, à cause de la petitesse relative des cellules, et surtout à cause du nombre et de l'accumulation des éléments nucléiniens.

Le noyau quiscent des cellules testiculaires des crustacés est conformé à la manière ordinaire. Les anses du boyau nucléinien, habituellement nombreuses et serrées, se présentent sous des aspects divers, suivant les espèces, et suivant la génération à laquelle apartiennent les cellules qui les contiennent. Elles sont d'ordinaire d'autant plus marquées et plus régulières que les éléments sont plus jeunes et plus éloignés de leur transformation en spermatozoïdes. C'est donc au début de l'activité testiculaire que le boyau est le mieux caractérisé; plus tard les circonvolutions deviennent anguleuses, moniliformes et comme déchiquetées, et leur distribution perd beaucoup de sa régularité. Mais ce ne sont là que des détails insignifiants.

I. Stomatopodes : *Squilla mantis*, Fig. 254 à 267.

Toutes nos figures sont tirées d'une seule préparation exceptionnellement riche en divisions; elles se rapportent néanmoins à des générations différentes, car celles-ci sont nécessairement mélangées dans la cavité testiculaire.

1° La FIG. 254 représente le noyau au repos des jeunes métrocytes de la *Squilla mantis*; leur filament nucléinien est distinct et présente de nom-

breuses circonvolutions comme dans tout noyau typique. Au début de la division il s'épaissit et se raccourcit, mais sa forme pelotonnée est loin d'être aussi marquée que chez d'autres crustacés; la FIG. **237** *a* en donne une idée exacte, en supposant le filament uniformément répandu dans tout le noyau.

Lors de la scission de cette forme on remarque plusieurs particularités. Le plus souvent le boyau se segmente successivement en tronçons de plus en plus courts et épais, pour arriver au stade de la FIG. **255** où la scission est achevée. On y compte de 20 à 24 bâtonnets. Au stade marqué par cette figure nous avons constaté, sur toutes les préparations, le maintien de la membrane nucléaire et de la forme du noyau.

Celui-ci s'allonge ensuite en s'effilant aux deux extrémités; en même temps sa membrane s'efface, le fuseau et les asters se marquent, et les bâtonnets s'accumulent sur la zone médiane. Ces divers changements sont indiqués dans la FIG. **256**. Bientôt les bâtonnets droits, ou courbés, se rangent en couronne équatoriale, en se serrant fortement les uns contre les autres FIG. **257** et **258**. En faisant mouvoir les cellules pour observer les couronnes de face, on obtient l'aspect de la FIG. **263**, c'est-à-dire qu'un certain nombre d'éléments restent à l'intérieur du fuseau.

On rencontre aussi chez la squille la scission en anses parallèles, les FIG. **261** et **262**, **264** et **265** en fournissent la preuve. Mais cette forme est amenée de diverses manières. Tantôt la forme pelotonnée se parallélise dès le début FIG. **261**, ainsi que nous l'avons décrit à propos des coléoptères et des autres groupes. D'autres fois le boyau se divise en longs tronçons qui se portent au centre du noyau, encore pourvu de sa membrane, FIG. **264**. On voit alors, détail intéressant, le peloton central relié à la membrane nucléaire par de nombreuses trabécules rayonnantes du caryoplasma. Ces images sont assez fréquentes. Ensuite la membrane se disloque et les tronçons nucléiniens se répandent en rayonnant dans toute la cellule, ainsi que le montre la FIG. **265** *a*. Cette figure a une ressemblance marquée avec les figures correspondantes des araignées FIG. **168** et **186**, PL. V. Peu à peu les anses se parallélisent suivant l'axe du fuseau qui commence à se former, et l'on passe ainsi à la FIG. **265** *b*. Dès lors les tronçons, encore allongés, n'ont plus qu'à se raccourcir et à compléter leur parallélisme pour reproduire la FIG. **262**, et la couronne équatoriale de la FIG. **258**. Les asters apparaissent pendant cette transformation; leurs caractères n'offrent rien de saillant.

Les couronnes à bâtonnets dressés sont plus communes que celles à bâtonnets recourbés.

Pendant la phase équatoriale le fuseau est net et assez puissant; il est beaucoup mieux marqué que les asters.

2° Les éléments de la couronne, nous l'avons dit, sont très serrés; ils vont presque jusqu'à se toucher, et ils s'agglutinent facilement en une bande amorphe sous l'influence des réactifs. Cette double raison fait qu'il est difficile de surprendre les initiales de la seconde phase. Nous avons cependant recueilli quelques faits qui sont de nature à faire admettre l'existence de la division longitudinale. Ces faits sont marqués dans les FIG. **258** *b* et **259**.

La première indique une striation longitudinale de la couronne. L'aspect de ces couronnes striées est frappant, surtout lorsqu'elles sont mélangées avec des couronnes ordinaires. On peut admettre que ce phénomène est dû à la division longitudinale des bâtonnets; leurs moitiés, minces et contiguës, doivent produire sur l'œil l'effet d'une striation.

La seconde figure indique, selon nous, les premiers mouvements des bâtonnets jumeaux. Ceux-ci, en se courbant dans deux directions opposées, finiraient par se séparer entièrement. En même temps qu'ils se courbent, ils glissent l'un sur l'autre et, au premier moment, l'une de leurs extrémités s'engage dans la courbure de son voisin, comme on le voit en *y*. Ils s'éloignent ensuite et descendent, pour la plupart, la courbure en avant et sur deux rangées parallèles FIG. **260**. La FIG. **259**, que nous venons d'analyser, n'est pas une anomalie; elle n'est pas non plus le résultat d'un accident de préparation, car nous en avons vu au moins une dizaine de semblables dans la squille. Nous pouvons donc conclure que la séparation et le retour des éléments vers les pôles se fait normalement comme nous venons de le décrire.

Les couronnes polaires sont régulières, et le boyau se reconstitue rapidement; il est déjà totalement reformé dans la FIG. **267**, bien que la nouvelle membrane nucléaire y soit à peine indiquée.

II. Carides : *Crangon cataphractus*, Fig. 247 à 253.

C'est dans ce *Crangon* que nous avons pu étudier le plus complètement la caryocinèse du groupe des carides, sans doute parce que nous avons eu la bonne fortune d'y rencontrer de très jeunes métrocytes en division.

Le noyau de ces cellules est remarquable par son volume et sa constitution typique. Malgré sa minime épaisseur le boyau, granuleux et quelque peu moniliforme, y est d'une grande netteté; ses circonvolutions sont largement distribuées, et l'œil peut en suivre aisément la continuité. Lorsque le noyau est vu d'en haut, les anses rayonnent de la périphérie vers le centre FIG. **252**, à droite; lorsqu'il est vu de profil, elles sont sensiblement parallèles FIG. **252**, à gauche. Les circonvolutions sont donc ordonnées comme chez les arachnides, et les pôles organiques du noyau se distinguent sans peine.

La structure réticulée du cytoplasme est peu visible dans ces cellules; elle est masquée par la présence d'enclaves, *e* dans la plupart des figures, irrégulières de forme, et qui représentent sans doute le *Nebenkern* des auteurs. Ces enclaves, de nature plastino-albuminoïde, ont une grande ressemblance avec les nucléoles plasmatiques; comme ces derniers, elles se teignent intensément par la safranine, l'hématoxyline, etc. et, à part le réticulum qu'elles renferment, elles sont dissoutes par les liquides digestifs artificiels. A l'état quiescent, elles sont répandues sans ordre apparent dans le protoplasme; leur nombre est généralement de deux à quatre.

Première phase.

Ce qui distingue la caryocinèse des jeunes cellules-mères du *Crangon*, au début, c'est le peu d'épaisseur et le peu d'apparence de la forme pelotonnée. Le boyau ne subit, pour ainsi dire, aucune modification pour passer à cette forme; ses anses se coupent en tronçons comme le montre la FIG. **247** *a*, voilà tout. Sans recourir à cette scission, l'observateur ne pourrait distinguer cette forme du boyau au repos. Cette particularité s'est montrée sur tous les noyaux, au nombre de plus de 50, que nous avons rencontrés à ce stade dans diverses préparations; elle est donc normale.

La scission du boyau est successive. Il se débite d'abord en fragments allongés qui conservent plus ou moins leur disposition rayonnée ou parallèle, et qui continuent ensuite à se scinder jusqu'à la formation des bâtonnets définitifs; ceux-ci sont alors distribués sans ordre apparent, ainsi que l'indique la FIG. **247** *b*. Les bâtonnets sont nombreux; nous en avons compté de 40 à 44 dans tous les noyaux semblables.

A ce moment, la membrane nucléaire est encore apparente; mais elle disparaît lorsque le noyau s'allonge et que le fuseau se produit. En même temps les bâtonnets s'accumulent vers la zone médiane, à la manière que nous connaissons et que le lecteur peut constater sur les FIG. **230** *b*, **256**; puis ils s'ordonnent en couronne équatoriale. Celle-ci est généralement constituée par des bâtonnets droits, très serrés, et dont l'indépendance ne se maintient que sur les préparations réussies. Cette couronne est vue de côté dans la FIG. **248** *a*. La FIG. **248** *b* montre une couronne semblable, mais formée de bâtonnets légèrement courbés en dedans; nous n'avons remarqué que 7 ou 8 couronnes de cette espèce. Dans la FIG. **249** *a*, la couronne équatoriale est vue de face; les bâtonnets y sont distribués dans toute l'épaisseur du fuseau : ce qui se conçoit, car, vu leur grand nombre, ils ne pourraient se placer tous à la périphérie.

Les asters sont peu apparents, même pendant la phase équatoriale, ou pour mieux dire ils n'existent pas, car c'est à peine si nous avons pu, à deux reprises seulement, en découvrir une indication vague à l'un des pôles. Cette absence d'asters est due sans doute au déplacement des enclaves. En effet pendant l'allongement du noyau ces corps s'acheminent vers les extrémités du fuseau pour y occuper une position déterminée. Lorsqu'ils sont deux, ils se portent chacun à un pôle, en prenant la forme d'un croissant dont la concavité est tournée vers le fuseau; cela se voit sur la FIG. 250. Lorsqu'ils sont quatre ils se placent deux à deux à chaque pôle, mais latéralement, ainsi que le marque la FIG. 248; enfin s'ils sont trois, l'un se place en forme de croissant à une extrémité, les deux autres en position symétrique à la seconde extrémité du fuseau. Cette disposition est constante; c'est à peine si nous avons trouvé une exception parmi les nombreuses formes équatoriales qui ont passé sous nos yeux.

Quelle est la cause de ces mouvements singuliers? Il semble peu probable que de pareilles enclaves puissent être animées de mouvements amiboïdes. Nous préférons admettre qu'elles sont passives dans leurs déplacements, qu'elles sont amenées peu à peu vers les pôles par les mouvements dont le cytoplasme est animé pendant la caryocinèse. Ces mouvements sont certains, et la production constante des asters aux deux pôles indique qu'ils s'exécutent symétriquement par rapport à l'axe du fuseau.

Seconde phase.

Nous reproduisons fidèlement dans la FIG. 249 les changements que nous avons remarqués dans la constitution des bâtonnets pendant leur arrêt à l'équateur. Avec l'objectif 1/18 et l'oculaire 1, on aperçoit nettement en coupe optique transversale que les bâtonnets pleins du noyau *a* se sont creusés, et que la nucléine s'est portée à la périphérie sous la forme de granules irréguliers, *b*. En se servant de l'oculaire 4, les bâtonnets prennent l'aspect *c* et *d*, suivant qu'ils sont examinés de face ou de profil. Ces figures indiquent sans doute un commencement de division longitudinale. La nucléine s'est accumulée sur deux bandes opposées, présentant des contours déchiquetés, et qui formeront bientôt deux minces filaments par l'étranglement de la portion médiane et hyaline. Nous avons vu trois couronnes semblables.

Un autre indice de la division longitudinale est fourni par la FIG. 250, figure que nous avons rencontrée huit ou neuf fois avec les mêmes caractères. La zone équatoriale renferme un grand nombre de bâtonnets minces et moniliformes, distribués irrégulièrement, mais présentant néanmoins une

certaine orientation longitudinale. Ces images correspondent à celle de la FIG. 259 de la *Squilla mantis*; selon nous, les bâtonnets jumeaux y sont en voie de séparation et d'acheminement vers les pôles. Bientôt en effet ils se distribuent en deux groupes, en s'incurvant et en dirigeant leur courbure vers les extrémités du fuseau. L'image qui en résulte est tellement semblable à celle de la FIG. 260 que nous avons cru inutile de la reproduire.

Les couronnes polaires du *Crangon* sont d'une régularité admirable. Malgré leur multiplicité, les bâtonnets en U conservent leur indépendance, et dirigent régulièrement leurs branches, l'une vers l'extérieur l'autre vers l'intérieur de la couronne, FIG. 252 et 251. Dans la FIG. 252 la couronne est vue, en *a*, par le pôle des asters, tandis que, en *b*, elle est vue de pofil; dans la FIG. 251 elle est vue de face, mais un peu obliquement. Cette disposition des éléments nous donne la clef de la structure rayonnée et parallèle du noyau à l'état de repos, structure qui a été mentionnée plus haut, p. 309.

On s'est efforcé d'indiquer dans la FIG. 253 la reconstitution du boyau à l'aide des couronnes polaires. En *a*, le nouveau noyau est vue par le côté qui regarde les asters, comme en *a* de la FIG. 252. En *b*, il est vu par le pôle opposé, celui qui regarde l'équateur, afin de montrer la manière dont les éléments des couronnes se soudent. Ces éléments s'infléchissent par leurs extrémités libres vers l'intérieur, et bientôt ils finissent par se rencontrer. Ils se conjugent alors bout à bout, mais de manière à unir leurs branches opposées : la branche intérieure avec la branche extérieure et vice versa. Le résultat de cette union est nécessairement un boyau continu. Nulle part nous n'avons vu ce mode d'union avec autant de clarté, pas même chez les araignées où l'on constate si bien l'inflexion de l'extrémité libre des branches vers l'intérieur des couronnes.

La membrane nucléaire apparait assez tôt, et elle s'établit toujours immédiatement contre la masse nucléinienne, ainsi qu'on le voit dans les FIG. 251 à 253.

III. Décapodes : *Portunus depurator*, Fig. 230 et 231; *Pagurus bernhardus*, Fig. 235 à 241.

Les diverses espèces de décapodes, brachyures et macroures, présentent une grande analogie dans le facies de leurs figures caryocinétiques et la marche de leur division; les deux types que nous choisissons résument les principaux phénomènes que nous y avons observés.

I. Caryocinèse normale,

1° Le noyau quiescent des jeunes cellules-mères est représenté dans la FIG. 235. En général, le filament nucléinien qu'il renferme est assez irré-

gulier dans ses allures et ses anses, d'aspect tourmenté, semblent unies en réticulum. Mais lorsque le noyau entre en activité, les circonvolutions se régularisent et deviennent indépendantes; la forme pelotonnée y est en effet nettement caractérisée, FIG. 236 et 237 *a*. On remarque cependant de grandes différences dans cette forme, non seulement d'espèce à espèce, mais de cellule à cellule au sein d'une préparation; ainsi, par exemple, tantôt le boyau acquiert une grande épaisseur FIG. 236, tantôt il demeure beaucoup plus mince et plus tortillé FIG. 237 *a*.

Quelles que soient ces variations, le peloton se segmente successivement en tronçons de plus en plus courts et épais, FIG. 230 *a* et 237 *b*. A partir de ce stade le noyau s'allonge et développe son fuseau, les asters apparaissent et les bâtonnets se portent sur la zone médiane; ces divers changements sont indiqués par la FIG. 230 *b*. Bientôt s'organise la couronne équatoriale. Le plus souvent celle-ci est à bâtonnets droits, FIG. 239, mais on en trouve aussi qui ont des bâtonnets recourbés, soit en dedans FIG. 230 *c*, soit en dehors FIG. 230 *d*.

Nous venons de dire que les asters se montrent au stade *b* de la FIG. 230; cependant ce n'est qu'à la phase équatoriale qu'ils acquièrent tout leur développement. Pendant leur expansion le réticulum cytoplasmatique, qui est si net et si régulier dans les FIG. 230 *a* et *b*, 231 et 235 à 237, se transforme tout entier en rayons, et les granules de l'enchylème s'effacent de plus en plus. La cellule possède alors un tout autre aspect; elle devient pour ainsi dire transparente, tant est grande la délicatesse des asters et l'homogénéité du plasma qui les baigne, FIG. 230 *c* et *d*, FIG. 239.

2° Nous n'avons pas constaté directement la division longitudinale des bâtonnets équatoriaux; mais en comparant les images qui suivent la dislocation de la couronne avec les images analogues des groupes précédents, on est porté à admettre son existence. Ainsi on voit dans la FIG. 230 *f*, la couronne scindée en deux groupes parallèles d'éléments ayant la forme de fer-à-cheval, qui se correspondent et sont placés sur un même filament en se regardant par leur côté concave. Ces éléments ont une grande tendance à s'agglutiner, et à former deux bandes homogènes et amorphes en apparence; cependant ils demeurent distincts dans les bonnes préparations.

Pendant leur descente vers les pôles, les séries de bâtonnets conservent leur position rectiligne comme dans la FIG. 230 *g*; ou bien elles s'incurvent sur les bords pour former un cercle à large courbure et dont la concavité est tournée vers les asters, FIG. 240. Enfin, aux pôles, ils s'ordonnent en une couronne régulière et serrée qui a beaucoup d'analogie avec celle des scorpions PL. V, FIG. 201, mais qui est encore plus fournie d'éléments.

La reconstitution des nouveaux noyaux est très difficile à suivre. Nous avons souvent remarqué chez les pagures la FIG. 241. On y voit beaucoup de bâtonnets unis ensemble, tandis que d'autres ont encore leurs extrémités libres; en outre les anses du boyau s'élargissent et se développent d'abord du côté des pôles, en prenant l'aspect qu'elles possèdent dans le noyau quiescent de la FIG. 235 (1). La membrane nucléaire apparaît lorsque la portion intérieure a pris l'aspect de la portion polaire; elle naît contre l'élément nucléinien qui demeure plongé dans un protoplasme granuleux et peu éclairci.

Les asters s'évanouissent tôt : il est rare en effet qu'il en existe encore des traces lorsque les couronnes polaires s'établissent.

Une chose digne d'attention c'est que, au fur et à mesure que les asters s'effacent, le réticulum plasmatique se reconstitue et redevient aussi net qu'à l'état de repos. Les FIG. 240 et 241 montrent clairement ce détail intéressant.

II. Particularités diverses.

Un mot maintenant sur quelques figures dont nous n'avons pas encore parlé, et qui demandent quelques explications.

a) On rencontre assez souvent chez les décapodes, surtout dans certaines préparations, les images des FIG. 232 et 233, dont le facies est différent de celles que nous avons étudiées jusqu'à présent. Ces figures proviennent du *Carcinus menas*. La FIG. 233 *a* est identique avec les FIG. 205, 103, etc. Elle marque vraisemblablement la séparation, encore incomplète aux extrémités, des bâtonnets jumeaux issus de la division équatoriale, et par conséquent l'étape qui précède immédiatement celle de la FIG. 230 *f*.

La FIG. 233 *b* indique le retour des éléments vers les pôles. Ceux-ci sont rectilignes, et comme étirés à leur extrémité intérieure. Ils marchent sur deux rangées linéaires et parallèles, en se maintenant exactement au même niveau, et ceux qui se correspondent sont toujours sur un même filament. La régularité de ces figures nous a frappé autant que leur uniformité. Leur génèse s'expliquerait aisément en admettant la division transversale des bâtonnets de la couronne équatoriale, mais elle peut s'expliquer également à l'aide de la division longitudinale. Les bâtonnets jumeaux se sépareraient d'abord par une extrémité; puis en se portant, l'un vers le haut l'autre vers le bas, ils achèveraient leur séparation en s'étirant un peu à l'autre extrémité. On ne peut donc tirer, de ces sortes de figures, aucune conclusion en faveur de l'un ou l'autre mode de division des éléments de la couronne.

(1) Cette figure ressemble beaucoup à la figure 19 de HEUSER, l. c. TAF. II.

Quant à la FIG. 232, que nous avons observée dans divers crabes, elle frappe par la minceur et le grand nombre de ses bâtonnets : nous en avons souvent compté de 30 à 40; en outre chacun d'eux est porté par un filament séparé. Ces sortes de couronnes ne sont peut-être que des couronnes ordinaires, à éléments plus nombreux et plus ténus. Mais nous pourrions aussi les considérer comme des couronnes dans lesquelles la division longitudinale s'est achevée sur place. Nous n'avons qu'un fait, peu probant il est vrai, pour appuyer cette manière de voir, le voici : dans toutes les préparations où nous avons remarqué ces images, elles étaient associées à des couronnes ordinaires, ayant seulement de 16 à 20 bâtonnets trapus.

b) Il n'est pas rare de rencontrer chez les brachyures aussi bien que chez les macroures, surtout parmi les métrocytes d'âge moyen, les FIG. **231**, **238**, et autres figures analogues. On voit dans la FIG. **231** et dans la FIG. **238** *a* un boyau pelotonné, ramassé dans la zone médiane du noyau, et dont la plupart des anses ont une tendance marquée au parallélisme. Dans la FIG. **238** *a* la membrane nucléaire est encore visible; dans la FIG. **231** elle a disparu. La FIG. **238** *b* porte une couronne ou plutôt une lame équatoriale particulière. Au lieu d'être formée de bâtonnets distincts et alignés, elle est apparemment constituée par un amas de petites anses parallèles ou obliques qui font retour de l'une à l'autre. Ces figures dérivent certainement les unes des autres, car on trouve tous les intermédiaires entre les étapes **238** *a* et **231** et l'étape **238** *b*, et elles se trouvent toujours ensemble dans les préparations.

D'après nous, ces images représentent le second mode de scission de la forme pelotonnée, celui à anses parallèles; seulement cette scission est retardée. Pour se convaincre de la justesse de cette interprétation il suffit de comparer les figures précitées avec les figures correspondantes des édriophthalmes, de l'armadille par exemple, où ce second mode s'exécute normalement. En effet la FIG. **238** *a* est identique avec la FIG. **221**; la FIG. **231** correspond, à part la scission, à la FIG. **222** dans laquelle la membrane nucléaire a disparu, et où les asters se marquent également. De part et d'autre, à partir de ce moment, les éléments parallèles vont se rétracter et se ramasser à l'équateur, pendant que le noyau s'allongera en fuseau. Il n'y a donc qu'une seule différence : le retard apporté, chez les décapodes, dans la séparation de la forme pelotonnée en tronçons distincts.

Nous avouons volontiers qu'il est impossible de lire clairement dans la couronne de la FIG. **238** *b*; déjà au stade des FIG. **231** et **238** *a*, il serait téméraire d'affirmer que le boyau n'est pas sectionné en quelques tronçons très allongés, tant les anses y sont serrées. Mais la scission est encore loin

d'être achevée à l'étape de la FIG. 238 *b*, car, au lieu d'être nettement coupés aux deux extrémités, la plupart des éléments font retour par un crochet aux éléments voisins; ces retours se remarquent également sur les vues de face.

Que se passe-t-il ensuite dans ces couronnes? On ne pourrait le constater directement. Nous devons dire néanmoins que dans les préparations assez nombreuses qui en contenaient, nous n'avons rencontré, pour marquer les étapes subséquentes, que des figures identiques à celles des FIG. 230 *f* et 240; d'après cela, la scission du boyau s'achèverait sûrement à l'équateur. Quant à la division longitudinale, elle s'y fait peut-être aussi; mais on conçoit qu'il est impossible de recueillir aucune donnée précise à son sujet au sein de pareilles couronnes.

c) Enfin dans les préparations où les spermatozoïdes abondent, mais où il y a encore des cellules-mères des dernières générations en voie de division, on rencontre fréquemment des figures qui accusent une certaine dégradation, devenant de plus en plus profonde, des processus de la caryocinèse. Nous en avons représenté quelques-unes provenant de la *Dromia vulgaris* FIG. 234, du *Pagurus striatus* FIG. 244, et du *Pagurus callidus* FIG. 245.

Le mode de caryocinèse représenté par la FIG. 244, présente beaucoup d'analogie avec celui que nous venons de décrire. Il s'en distingue néanmoins par deux caractères : le maintien de la membrane nucléaire et le peu de développement du fuseau; entrons dans quelques détails.

Le noyau au repos est sphérique, et possède un mince filament nucléinien pelotonné. Sa membrane est épaisse et nettement ponctuée. Au début de la caryocinèse, le boyau s'aplatit perpendiculairement à l'axe du fuseau futur, tandis que les anses nucléiniennes se parallélisent au contraire dans le sens de cet axe. La membrane est encore intimement appliquée sur le contenu du boyau, et les asters sont déjà fortement accentués. Tous ces détails se remarquent en *a*, FIG. 244. Bientôt la membrane se soulève aux deux pôles, et l'on voit apparaître un fuseau intérieur pendant que la portion nucléinienne se concentre dans la zone médiane, *b*. En *c* ces phénomènes s'accentuent, pour former ensuite la couronne équatoriale *d*. En fincelle-ci se scinde en deux moitiés qui gagnent les pôles, sans que la membrane nucléaire disparaisse, comme on peut s'en assurer par l'inspection de l'image *f*.

La membrane du noyau se maintient donc pendant toute la durée de la caryocinèse. La constatation de ce phénomène assez étrange est facilitée par les caractères de cette membrane : son épaisseur notable et ses nombreuses granulations. Or ces caractères se conservent dans toutes les positions que

prennent les cellules, et ils se retrouvent à la fois sur des centaines d'éléments en division; le doute ne nous paraît donc pas possible.

Ces faits sont importants. Ils prouvent d'abord que le fuseau peut dériver exclusivement du noyau; ensuite ils sont de nature à jeter du jour sur la caryocinèse des protistes (1).

Quant au filament nucléinien, il est difficile de dire s'il se scinde avant l'étape de la couronne équatoriale. Nous croyons cependant avoir remarqué un assez grand nombre de bouts libres dans la FIG. **244**, *b* et *c*. En tous cas, à cette période, les anses sont amenées sensiblement au parallélisme; les mêmes figures le démontrent suffisamment.

La FIG. **245** est aussi très instructive. A une certaine période, le noyau au repos du *Pagurus callidus* présente exactement les mêmes caractères que le précédent et, lorsqu'il entre en division, il subit les mêmes modifications *a*, *b*, *c* jusqu'au stade de la couronne équatoriale. Cependant il prend souvent une forme irrégulière, anguleuse, et le filament nucléinien y est beaucoup moins distinct; en outre les asters et le fuseau font défaut. Nous avons dessiné en *a* la seule indication d'un aster, que nous ayons rencontrée. Le vide qui se produirait par le retrait progressif du noyau, *b* et *c*, est comblé par le cytoplasme; le réticulum plasmatique demeurant toujours intimement attaché à la membrane nucléaire en suit les mouvements.

Ensuite la couronne équatoriale se scinde en deux portions parallèles. Cette scission semble se faire par un étranglement analogue à celui de la division directe; en effet, il n'est pas rare de voir les deux moitiés demeurer unies pendant quelques temps par un pédicule, *d*, qui s'étire de plus en plus comme chez l'aphrophore PL. I, FIG. **7**. Une fois séparées les moitiés s'élargissent et tendent à reprendre la forme ovale ou sphérique, ainsi qu'on l'a indiqué en *f*.

Nous avons revu les mêmes phénomènes sur plusieurs pagures, et on les constate sur des préparations entières; ils n'ont donc aucun caractère accidentel. On les retrouve également dans les brachyures; la FIG. **234**, PL. VI, tirée de la *Dromia vulgaris*, le prouve à l'évidence, sans qu'il soit besoin d'en faire à nouveau le commentaire.

Ainsi, dans certains décapodes, la caryocinèse perd de ses caractères pour se rapprocher de la division directe à mesure que les métrocytes s'éloignent de leur souche primitive, ou s'approchent du moment de la formation des spermatozoïdes.

(1 Comme on le dira à la fin de ce mémoire.

Observations antérieures.

Parmi les crustacés, la caryocinèse n'a été observée que dans un genre de décapodes, le genre *Astacus*(1). NUSSBAUM en représente quelques étapes chez l'écrevisse, mais ses figures et la description qu'il en donne sont fort incomplètes, ainsi que nous l'avons déjà fait observer(2). C'est ici le lieu d'entrer dans de plus amples détails.

On sait, surtout depuis GROBBEN(3), que les phénonènes de la spermatogénèse se déroulent chez l'*Astacus* de juillet en septembre; c'est en effet au commencement de juillet que nous avons rencontré les premières cellules-mères dans les cœcums testiculaires.

Ces premières métrocytes naissent, selon toute apparence, par étranglement; peut-être se multiplient-elles tout d'abord suivant ce mode de division, mais bientôt elles entrent en caryocinèse.

Notons d'abord une particularité que nous avons constatée au début de ce phénoméne : sur un certain nombre de préparations la caryocinèse était intérieure. La FIG. **246**, *x* et *y*, marque ce détail singulier. Elle représente une couronne équatoriale à bâtonnets érigés, renfermée avec son fuseau dans la membrane nucléaire; celle-ci a en effet conservé toute son intégrité. Nous avons rencontré dans une seule coupe microtomique de GILSON jusqu'à 10 ou 12 figures semblables; la membrane du noyau, colorée par l'hématoxyline, y était encore tellement évidente qu'on se serait cru en présence d'un noyau au repos. Nous n'avons pu décider si la membrane se maintient pendant les phases subséquentes; quelques fuseaux, portant des couronnes polaires, qui se trouvaient dans la même préparation en étaient dépourvus. Mais nous avons pu constater aisément que les bâtonnets des couronnes étaient répandus dans toute l'épaisseur du fuseau, et ne formaient pas seulement un cercle périphérique.

On remarquera en outre que, malgré la présence de la membrane nucléaire, la FIG. **246**, *x*, porte des asters et des corpuscules polaires. Dans la cellule figurée, les corpuscules étaient au nombre de trois à chaque pôle, et ils étaient renfermés dans une gouttelete contenant des albuminoïdes liquides et simulant une vacuole; sur d'autres cellules la gouttelette ou les granules existaient seuls. Le nombre et le volume des corpuscules sont excessivement variables; nous en avons parfois compté jusqu'à 10, mais alors ils sont de petite taille et simulent des granulations ordinaires de l'enchylème.

(1) Voir plus haut p. 247.

(2) Ibidem.

(3) GROBBEN, l. c. plus haut, p. 245.

Cependant la caryocinèse normale ne tarde pas à se faire jour.

Dans la description qui va suivre, nous aurons surtout en vue les phénomènes qui se passent durant le mois d'août, époque à laquelle la caryocinèse est dans toute sa vigueur.

A cette période le boyau du noyau au repos, irrégulier et bosselé, présente souvent un aspect particulier, remarqué par NUSSBAUM : ses anses au lieu d'être courbées, paraissent anguleuses. Cette disposition est plus apparente que réelle. Elle frappe surtout lorsqu'on se sert d'un objectif ordinaire et qu'on met au point pour voir le noyau dans son ensemble; on obtient alors une image qui ressemble à la FIG. 53 de NUSSBAUM. On juge mieux de la dispositon et de la courbure des anses, en mettant successivement au point les divers plans du noyau à l'aide d'un objectif à grand angle d'ouverture. On voit alors que les circonvolutions, accumulées à la périphérie, présentent généralement des retours ordinaires; mais en abaissant l'objectif on aperçoit un certain nombre de filaments qui traversent la cavité nucléaire en ligne droite dans différentes directions, et qui couperaient les anses de la surface, sous les angles les plus divers, si elles se trouvaient dans le même plan. C'est à cette particularité, selon nous, qu'est dû surtout l'aspect anguleux dont parle NUSSBAUM. Nous avons essayé de montrer à la fois la marche des circonvolutions superficielles et intérieures dans la FIG. **246** *a*, dessinée exactement avec 1/18, 1, en variant un peu la mise au point. Le parcours des anses diffère d'ailleurs beaucoup de noyau à noyau, et d'une époque à l'autre; ce détail, on le conçoit, n'a qu'une minime importance.

Première phase.

NUSSBAUM résume tous les phénomènes de cette phase en deux mots : « *die Fäden weichen aus einander und ordnen sich central in einer Spindel.* » Nos observations nous permettent de combler en partie la lacune que laisse subsister cette phrase, trop succincte et quelque peu obscure.

La forme pelotonnée est peu caractérisée chez l'*Astacus*; elle n'est guère mieux marquée que dans le *Crangon*, p. 310. Cependant au moment voulu le boyau se divise. Cette division est lente et irrégulière. Dès son début on aperçoit, à côté de petits tronçons ayant les dimensions des éléments de la couronne, de longs fragments encore enroulés et pour la plupart moniliformes. La scission est déjà trés avancée en *b* de la FIG. **246**; néanmoins on peut y constater les variations les plus étendues dans les dimensions des éléments séparés. Du reste il y a une grande diversité sous ce rapport d'un noyau à l'autre. Ainsi, par exemple, il n'est pas rare de rencontrer des noyaux parvenus à cette étape et encore pourvus de leur membrane, dont les tronçons sont réduits aux dimensions des bâtonnets de la

couronne, à peu près comme dans la FIG. **237**, *b*. On remarquera dans la FIG. **246**, *b* que le boyau, en se divisant, s'épaissit et devient de plus en plus moniliforme.

Bientôt le noyau s'allonge modérément et les tronçons nucléiniens, quelle que soit leur longueur, s'orientent dans la direction du fuseau, tout en se rapprochant de l'équateur. L'image du noyau est alors celle des FIG. **230**, *b* et **256**, seulement l'orientation longitudinale des bâtonnets y est plus sensible.

A cette époque le fuseau, les asters et les corpuscules polaires ont apparu.

Les éléments continuent leur marche vers l'équateur.

Lorsque le noyau, ce qui est fréquent, renferme encore des bâtonnets allongés, ceux-ci lui donnent un aspect particulier. Sur les vues de profil, le fuseau étant couché, on croirait avoir affaire à une scission parallèle FIG. **262**; mais lorsque le fuseau est vu obliquement, un certain nombre de tronçons semblent diverger à partir du centre et, comme ils sont moniliformes, ils font l'impression de corpuscules distincts et superposés radialement. La FIG. 54 *b* de NUSSBAUM représente selon nous une de ces vues obliques, et non une couronne équatoriale examinée par un pôle, ainsi que nous le dirons tout à l'heure; cette figure indique certainement une étape antérieure à la couronne. D'ailleurs, à ce moment, les images varient notablement suivant les dimensions des bâtonnets.

Jusqu'ici ces derniers, avec leurs filaments achromatiques qui sont déjà bien visibles, remplissent tout le fuseau. Mais alors ils se portent en masse vers la périphérie, en désertant progressivement le centre comme l'indiquent les deux FIG. **246** *c* et **246** *c'*. Peu à peu le fuseau s'élargit à l'équateur et les bâtonnets, malgré leur grand nombre, peuvent s'ordonner à sa périphérie; ils s'y dressent en effet sur une seule rangée circulaire, FIG. **246** *d* et *d'*. Ainsi se constitue la couronne équatoriale dont la régularité est des plus remarquable. Cette couronne ne présente donc aucun bâtonnet intérieur, contrairement à ce qu'admet NUSSBAUM. La disposition unisériée des éléments est bien plus sensible chez l'écrevisse que chez les sauterelles FIG. **25**, et la forficule FIG. **53**, sans doute parce que le diamètre des couronnes est plus considérable. Le moindre doute ne peut exister concernant cette disposition; l'observation est des plus facile, et de semblables couronnes se remarquent en grand nombre, ou même exclusivement, chez tous les individus à l'époque indiquée. Plus tard elle existent encore, mais les couronnes à bâtonnets intérieurs sont plus fréquentes à la fin de la spermatogénèse.

Les bâtonnets. à l'équateur, sont généralement un peu courbés vers l'intérieur du fuseau, et ils portent un léger étranglement en leur milieu; on

dirait qu'ils sont formés de deux articles des filaments moniliformes dont il a déjà été question. On compte habituellement de 60 à 70 éléments dans les plus larges couronnes.

Tels sont les principaux caractères de la couronne équatoriale. Cependant lorsqu'on porte son attention sur les détails on y remarque des variations. Ainsi, dans certains cas, ses éléments paraissent blottis les uns derrière les autres sur deux rangées irrégulières. Peut-être que la couronne n'est pas encore achevée; peut-être aussi les bâtonnets n'ont-ils pu trouver tous place à la périphérie du fuseau qui ne s'est pas assez dilaté. D'autres fois les éléments sont placés sur un cercle unique et régulier, chacun sur un filament, mais leur longueur est variable, FIG. **246** *d'*. Ce phénomène assez singulier s'explique en admettant que la scission du boyau, qui se fait lentement avons-nous dit, n'a pas eu le temps de se parfaire avant l'organisation de la couronne.

A la phase que nous venons de décrire on ne peut plus constater la présence de filaments achromatiques à l'intérieur du fuseau; ils sont tous refoulés avec les bâtonnets sur la zone extérieure. Mais nous avons remarqué sur cinq ou six cellules de l'*Astacus* un fait qui nous avait déjà frappé chez la forficule. Il existe dans le plan de la couronne des trabécules plus ou moins radiales, FIG. **246** *d''*, qui semblent relier les filaments périphériques du fuseau. Nous appelons l'attention des observateurs sur ce détail qui nous paraît important, et sur lequel nous reviendrons plus loin.

Les asters sont moins marqués chez l'*Astacus* que chez d'autres crustacés. Cependant on peut constater aisément qu'ils ne sont pas uniquement constitués par les houppes polaires des FIG. 54 *a* et 55 de NUSSBAUM, mais qu'ils renferment en outre des filaments qui se répandent dans toutes les directions, FIG. **246** *d* et *f'*.

Quant aux corpuscules polaires, rien n'est plus variable. Tantôt ils sont peu nombreux et bien dessinés, tantôt ils forment des amas étendus de granules plasmatiques; ils présentent en résumé les modifications dont nous avons parlé à propos des figures intérieures, p. 318.

Nous n'ajouterons qu'un mot. Sur un assez grand nombre de cellules en division nous avons constaté l'existence de corpuscules et d'amas granuleux dans d'autres endroits du cytoplasme, comme on peut le voir dans la FIG. **246** *f'* aux abords du fuseau. Ce fait prouve une fois de plus que ces productions ne sont qu'une modification de l'enchylème protoplasmatique.

Seconde phase.

Malgré les recherches les plus attentives et les soins les plus minutieux, nous n'avons saisi aucun indice de division longitudinale à l'équateur; nous

n'avons jamais rencontré d'images semblables à celles des FIG. **292**, **293**, **52** *b*, etc. Nous n'avons jamais observé non plus, même sur les préparations les mieux réussies et dans lesquelles l'indépendance des branches des bâtonnets recourbés aurait dû se maintenir aussi bien que sur d'autres objets, la scission de la couronne en deux séries parallèles de bâtonnets en fer à cheval et opposés l'un à l'autre sur un même filament, rappelant celles des FIG. **160** et **229**, par exemple. En observateur consciencieux nous devons nous contenter de relater les faits observés.

Le plus souvent les bâtonnets des deux groupes issus de la couronne sont constitués par un seul article, et ils sont de moitié plus courts, mais aussi épais que ceux de l'équateur, FIG. **246** *f*. Dans la FIG. 55 de NUSSBAUM ils sont un peu plus étroits, mais surtout beaucoup plus courts que dans la FIG. 54 *a*. Les choses se présentent donc comme si les éléments de la couronne se divisaient transversalement par l'achèvement de l'étranglement qu'ils portaient auparavant. Et en effet, sur trois couronnes différentes nous avons vu clairement l'image de la FIG. **246** *f*, dans laquelle les deux lobes de certains bâtonnets sont réunis encore par un pédicule d'une extrême minceur, tandis que sur d'autres ils sont déjà nettemeut séparés.

Les groupes qui se détachent de l'équateur forment rarement deux rangées paralléles et régulières; les bâtonnets en sont éparpillés et diversement placés, FIG. *f'*. Une chose est à noter, c'est qu'ils se maintiennent constamment à la périphérie du fuseau sur les filaments achromatiques; ils restent donc, dans leur ensemble, ordonnés en couronne creuse jusqu'à leur arrivée aux pôles. Il est aisé de vérifier ce fait en examinant obliquement le fuseau, comme l'indique la FIG. **246** *g*. Nous n'avons vu nulle part cette disposition des bâtonnets en marche avec autant d'évidence que chez l'*Astacus*.

Lorsqu'ils arrivent à l'endroit du fuseau où les filaments s'infléchissent fortement vers les pôles, le cercle qu'ils forment perd en diamètre; les bâtonnets, de plus en plus pressés, ne peuvent plus se tenir au même niveau, les uns vont jusqu'au pôle, les autres restent en deça. Aussi, lorsqu'une couronne polaire est vue de face, FIG. **246** *j*, elle paraît formée de plusieurs étages de bâtonnets disposés radialement, et qui semblent se souder ensuite pour constituer les anses du nouveau boyau.

Les asters, ainsi que l'a fait remarquer NUSSBAUM, s'effacent de bonne heure; on en trouve encore cependant çà et là de bien marqués à l'étape des couronnes polaires. Les corpuscules se maintiennent plus longtemps, ils sont groupés et comme blottis contre ces couronnes. Bientôt cependant ils s'effacent graduellement, et repassent à l'état d'enchylème ordinaire pendant la reconstitution des noyaux.

Nous avons dit que certains bâtonnets des couronnes équatoriales sont plus longs que les autres. Nous avons, à plusieurs reprises et sur des individus différents, retrouvé ces bâtonnets au milieu des éléments plus courts dans les groupes qui s'acheminent vers les pôles : témoin la FIG. 246 *g*. Dans la FIG. *f'* on voit également des éléments étranglés, ayant la forme et les dimensions de ceux de la couronne. Pour expliquer ces faits on peut admettre que la division a été incomplète à l'équateur; un certain nombre d'éléments y aurait échappé. Cette interprétation est d'autant plus plausible que, dans d'autres cellules, FIG. 246 *h*, la plupart des éléments polaires, d'ailleurs moins nombreux, sont allongés et étranglés, comme s'ils s'étaient mis tous en marche avant de subir la division équatoriale. On rencontre assez souvent des couronnes polaires ainsi constituées, qui tranchent singulièrement à côté des couronnes *j*, mais nous n'oserions nous prononcer sur leur nature. Car elles pourraient dériver des couronnes à bâtonnets multiples de la FIG. *j*; nous avons dit en effet que ces bâtonnets sont étagés et qu'ils semblent se souder bout à bout dans le sens radial. On obtiendrait ainsi des figures semblables à la FIG. *h*.

IV. Edriophthalmes : *Armadillo asellus*, Fig. 220 à 226; *Asellus aquaticus*, Fig. 228 et 229.

1° La forme pelotonnée se remarque aisément dans ce groupe; celle de l'armadille, représentée dans la FIG. 220 et 221, peut nous servir de type. Elle est à son début dans la première de ces figures : le boyau du noyau quiescent s'est épaissi et a élargi ses circonvolutions; dans la seconde, elle est complète et les anses sont amenées au parallélisme.

La scission du boyau pelotonné se fait de deux manières, comme dans les groupes précédents.

La division en tronçons parallèles est particulièrement remarquable, à cause de sa netteté et de sa fréquence. A la fin de la forme pelotonnée, et lorsque la membrane nucléaire existe encore FIG. 219 *a* et 225, le parallélisme des anses est déjà très accentué, et bientôt celles-ci se coupent aux deux extrémités FIG. 222. Cette figure indique également que la membrane du noyau disparaît, et que les asters se montrent en même temps que la division du boyau s'effectue. Pendant que le noyau s'allonge et développe son fuseau, les tronçons nucléiniens se raccourcissent FIG. 223 et 224, jusqu'à former les couronnes équatoriales, soit à bâtonnets droits FIG. 227 *a*, soit à bâtonnets recourbés FIG. 226 *a*. Ces phénomènes ayant été décrits à plusieurs reprises, nous nous contenterons de les signaler.

Mentionnons seulement un détail. Nous avons dit dans l'introduction de ce mémoire que le boyau des jeunes métrocytes était parfois strié. Les FIG. 223 et 224 montrent ces stries. Or, à mesure que les bâtonnets se contractent, les disques nucléiniens se rapprochent et finissent par se fusionner; du moins nous n'avons jamais pu découvrir de stries dans les éléments de la couronne équatoriale.

Le nombre des tronçons ou des bâtonnets est variable. Il est assez considérable dans les jeunes cellules-mères : on en compte 30 dans la FIG. 219 et 20 dans la FIG. 225, mais il se restreint à mesure de leur multiplication, et tombe insensiblement à 8 ou 10, comme on le voit dans la FIG. 228 *a*.

Cette dernière figure, tirée de l'*Asellus aquaticus*, indique le second mode de segmentation du boyau, la segmentation en tronçons éparpillés. La formation subséquente de la couronne est calquée sur celle du portune; les différentes étapes en sont donc marquées dans la FIG. 230, et nous croyons inutile d'insister davantage sur ce point.

2° Il est difficile de voir ce qui se passe dans les couronnes riches en bâtonnets, au moment de leur dislocation. L'œil pénètre plus facilement dans les couronnes qui n'en possèdent qu'un petit nombre, car ils sont alors plus espacés; prenons comme exemple de ces sortes de couronnes celles de l'*Asellus aquaticus*, FIG. 228 et 229.

La FIG. 228 *b* représente une couronne qui renfermait six bâtonnets volumineux dont les trois supérieurs ont été seuls dessinés. Chacun d'eux montre une portion centrale hyaline, traversée par une ligne sombre et estompée. La FIG. 228 *b* est la copie fidèle de la FIG. 293 du *Bacillus*, et doit vraisemblablement être interprétée de la même manière, p. 265; la ligne médiane obscure marquerait donc l'étranglement longitudinal du bâtonnet. Cette ligne est difficile à apercevoir, nous ne sommes parvenu à la distinguer que sur deux couronnes.

Les diverses images de la FIG. 229 se rencontrent plus communément; nous les avons surtout trouvées abondantes dans cinq ou six préparations faites à la fin de mars. Elles sont identiques avec celles du *Bacillus*, FIG. 294 à 296, et avec celles de la *Cetonia* et de la *Feronea*, FIG. 160 et 132. En *a* les moitiés des bâtonnets se séparent en se courbant, l'une vers le haut, l'autre vers le bas; en *b* elles ont pris leur position définitive sur deux rangées parallèles, mais elles se tiennent encore plus ou moins par les bouts étirés; en *c* leur séparation est complète et elles sont en voie d'acheminement vers les pôles. On rencontre souvent chez les édriophthalmes, à une certaine distance des pôles, ces deux rangées d'éléments ayant la forme de fer à cheval et opposés par leur concavité sur un même filament.

Enfin, en comparant les deux images caryocinétiques trouvées chez l'*Oniscus* FIG. 227, on est également porté à y admettre la division longitudinale; en effet les couronnes polaires *b* renferment un nombre assez considérable d'éléments allongés et qui sont d'une grande minceur, tandis que dans la couronne équatoriale *a*, les bâtonnets peu nombreux possèdent une épaisseur notable.

CONCLUSIONS

A la fin d'une longue journée le voyageur se repose en contemplant le chemin qu'il a parcouru. Il fait revivre dans son esprit les objets qui ont frappé ses regards et les beautés qu'il a admirées; il fait en quelque sorte la synthèse de son voyage. Nous avons aussi parcouru un long chemin. Le lecteur qui aura eu le courage de nous suivre dans notre course rapide à travers le monde des arthropodes, et de nous accompagner dans le dédale de leurs figures caryocinétiques, sera aussi heureux que nous de s'arrêter un moment pour rassembler et mûrir ses impressions. Essayons donc de grouper les principaux phénomènes que nous avons observés.

§ I. Changements dans la partie nucléinienne du noyau.

I. La forme pelotonnée existe chez les arthropodes.

Nous avons en effet rencontré cette forme dans tous les groupes. Mais elle est plus ou moins accentuée suivant les espèces, et suivant les cellules que l'on considère.

Ainsi elle est remarquable dans les sauterelles FIG. **17**, dans les libellules FIG. **66**, **76**, dans les araignées FIG. **168** et **169**, dans l'armadille FIG. **221**, etc., etc.; tandis qu'elle est moins apparente dans les coléoptères PL. IV, la lithobie FIG. **213**, la squille FIG. **264** et **265** et elle devient nulle, pour ainsi dire, dans le crangon FIG. **247** *a*, l'écrevisse FIG. **246** *a* et *b*, la scolopendre FIG. **300** et **301**, etc.

Elle varie également d'une cellule à l'autre. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner les cellules testiculaires d'un animal à diverses époques, ou de comparer les cellules de diverse génération. Cette variabilité nous a souvent frappé chez les orthoptères et chez certains crustacés. Dans le pagure, par exemple, tantôt la forme pelotonnée saute aux yeux FIG. **236**, tantôt elle s'efface et c'est à peine si l'on remarque un changement dans l'aspect du boyau au moment où il se scinde FIG. **237** *a*. Le lecteur se rappelle les FIG. **244** et **245**. Lorsque la caryocinèse s'exécute à la façon qui est indiquée par ces figures, on ne remarque non plus de changement dans l'élément nucléinien. En résumé, rien de plus variable que la forme pelotonnée dans le testicule des arthropodes.

II. La scission de la forme pelotonnée est variable.

En effet cette scission se pratique de deux manières dans tous les groupes et dans beaucoup d'espèces en particulier, à savoir : en *tronçons parallèles* et en *bâtonnets éparpillés.* Ce fait est certain. Les nombreux exemples que nous en avons donnés : FIG. **54, 60, 101, 114** à **116, 135** à **137, 170, 195, 203, 222, 261** et **265** d'une part, et FIG. **18, 34, 46, 49, 67, 96, 104, 158, 178** et **179, 198***c*, **208, 228, 237, 247, 255** et **302** d'autre part, le prouvent surabondamment. Si le second mode, le mode qui se rencontre normalement dans les végétaux et les animaux supérieurs, n'a pas été remarqué par les auteurs (p. 268), c'est sans doute à l'insuffisance ou au petit nombre de leurs observations qu'il faut l'attribuer, car son existence est générale, et il est le seul qui se soit offert à nous chez certains arthropodes : le *Bacillus* p. 267, la *Scolopendra* p. 303, l'*Astacus* p. 319, etc.

Les deux modes de scission dont nous parlons, quoique fort différents en apparence, sont cependant reliés çà et là par des intermédiaires : FIG. **78** et **79**, FIG. **95** et **89**; p. 276 et 280.

Nous avons dit que dans certains cas la scission du boyau est différée jusqu'à la phase équatoriale, p. 315, FIG. **231** et **238**.

Enfin nous avons fait remarquer à diverses reprises que nous n'avions jamais rencontré en même temps les deux modes de scission, ni dans les cystes, ni dans les cellules multinucléées; si ces deux modes s'y présentent, ce ne peut être qu'à des divisions successives. Ils sont donc sous la dépendance de causes qui agissent à la fois sur tous les noyaux ou sur toutes les cellules d'une colonie, mais d'une manière diverse suivant les circonstances.

La raison précise des différences qui se manifestent dans la segmentation de l'élément nucléinien, au début de la caryocinèse, n'est pas facile à saisir. Nous pensons qu'il faut les rattacher à la rapidité plus ou moins grande avec laquelle le noyau s'allonge pour développer son fuseau. Lorsque cet allongement se fait tôt et rapidement, les anses nucléiniennes étirées aux deux pôles doivent tendre au parallélisme, comme les circonvolutions d'une boule de fil que l'on étire par deux points opposés; s'il est plus tardif, ou s'il s'exécute avec lenteur, le boyau a le temps de se scinder à la façon ordinaire. Quant à l'allongement lui-même, nous le croyons déterminé par la turgescence qui se manifeste dans le noyau à cette époque, ainsi que nous le dirons plus loin.

III. Le mode de formation de la couronne équatoriale est variable; il dépend surtout du mode de scission de la forme pelotonnée.

Dans le mode parallèle les bâtonnets n'exécutent guère de mouvements; ils ne font que se raccourcir sur le filament qui les porte jusqu'à la phase

équatoriale, et parfois se courber légèrement à l'équateur : FIG. 54 *b*, 63 et 64, 90 et 91, 102, 117, 129, 138 et 139, 172, 195 *b*, 204, 224, 262.

Les bâtonnets éparpillés subissent au contraire des déplacements variés pour se rendre à l'équateur, et s'y ranger en couronne en prenant une position régulière et déterminée : FIG. 21 à 23, 36 *a*, 97 à 99, 158 *b*, 178 *b* et *c*, 209, 230 *b*, 256, 305 à 307,

Enfin lorsque la scission est retardée, le boyau peut, quoique rarement, se ramasser en pelotte serrée dans la zone équatoriale : FIG. 238, 244 et 245, p. 315 et suivantes.

IV. La constitution de la couronne équatoriale est elle-même soumise à de nombreuses variations dans les divers groupes et dans les diverses espèces.

1° Quant à la *distribution* des bâtonnets sur la section équatoriale du fuseau.

Tantôt ils sont situés exclusivement à la périphérie du fuseau en un cercle régulier, FIG. 24 et 25, 52 et 53, 106, 246 *d*, *d'* et *d''*; tantôt ils sont répandus sur toute la section, mais on remarque alors de nombreuses variations. Ici il y a un ou deux bâtonnets seulement en dedans du cercle extérieur FIG. 126; là il y en a de quatre à dix et plus FIG. 171, 219 *a*, et ils forment parfois un disque plein et compact dans lequel les bâtonnets sont fortement serrés les uns contre les autres, ainsi que cela se voit dans les FIG. 249 et 263.

Nous disons que ces variations s'observent dans une même espèce; on peut en effet les constater dans la forficule, les libellules, les sauterelles, les araignées, etc. Rappelons-nous aussi ce qui se passe chez l'*Astacus* durant la spermatogénèse, p. 320. Nous avons dit que les premières couronnes renfermées dans la membrane nucléaire étaient pleines. Au commencement d'août, c'est en vain que nous avons recherché les bâtonnets intérieurs; toutes les couronnes indistinctement étaient calquées sur celle de la FIG. 246 *d*. Mais bientôt, à partir du 15 du même mois, à côté de semblables couronnes, toujours très nombreuses d'ailleurs, on en rencontre d'autres dont le centre est occupé par un nombre variable d'éléments éparpillés, ou dont les bâtonnets sont ordonnés sur plusieurs rangées périphériques. Ces diverses particularités se remarquent jusqu'à l'élaboration complète des spermatozoïdes, bien que le nombre des couronnes pleines semble augmenter progressivement avec l'évolution des métrocytes. Exemple qui suffirait à lui seul pour montrer combien sont inconstants les détails de la caryocinèse, et combien il faut consacrer de temps et faire de préparations pour s'éclairer sur les plus minimes d'entre eux.

2° Quant à la *position* des bâtonnets sur les filaments achromatiques.

Les bâtonnets droits peuvent occuper deux positions différentes. Habituellement ils sont couchés sur leur filament, c'est-à-dire que leur grand diamètre est placé dans le sens de l'axe du fuseau, FIG. **36** *b*, **64**, **100**, **205** *b*, **248**, etc. Mais ils peuvent aussi y être attachés par une extrémité seulement; ils sont alors perpendiculaires au même axe, FIG. **47** *a*, p. 256.

Lorsqu'ils sont courbes il est plus difficile de déterminer la position précise qu'ils occupent. On dirait le plus souvent qu'ils sont collés au filament par le dos ou par le côté; cependant sur les couronnes dont les bâtonnets présentent nettement la forme en U, on peut constater que le filament passe en dedans de la courbure, ainsi que nous l'avons décrit p. 255 en parlant des sauterelles.

3° Quant à la *forme* des bâtonnets de la couronne.

Nous avons souvent parlé de couronnes à bâtonnets droits : érigés FIG. **36** *b*, **69**, **100**, **239**, ou perpendiculaires FIG. **47** *a*, et de couronnes à bâtonnets recourbés ou infléchis par leur milieu : soit en dedans FIG. **24**, **68**, **173**, etc. soit en dehors FIG. **180**, **230** *d*, **105**, etc.

Il n'est point douteux que les figures par lesquelles nous représentons ces couronnes ne soient l'expression de ce que l'on voit fréquemment dans tous les groupes et dans beaucoup d'espèces. Mais ces figures doivent-elles être interprétées comme nous l'avons fait?

a) Et d'abord les couronnes à bâtonnets recourbés sont-elles autonomes ?

Le lecteur se rappelle les FIG. **65**, **103**, **128** *b*, **130**, **205** *c*, **233** *a*. Ces figures ressemblent à nos couronnes équatoriales à bâtonnets courbes; elles ne s'en distinguent que par un détail : le milieu des bâtonnets est vide de nucléine, celle-ci s'étant apparemment portée aux deux extrémités. D'après cela on pourrait penser que les couronnes équatoriales ne représentent qu'une étape intermédiaire entre les couronnes véritables, celles à bâtonnets droits, et les figures précitées, du moins dans l'hypothèse d'une division transversale à l'équateur. Les bâtonnets droits, pendant leur segmentation, s'allongeraient en s'incurvant sous l'influence de l'étranglement commençant — d'où les couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés —, et bientôt la nucléine serait scindée en deux lobules séparées par un espace hyalin, marquant l'endroit où l'étranglement est en voie de se parfaire.

En l'absence d'autres données, cette explication serait admissible s'il était prouvé que la division transversale doit être regardée comme un fait général, se présentant dans tous les groupes et à chaque caryocinèse, mais il n'en est pas ainsi. Ensuite les FIG. **65**, **103**, etc., sont susceptibles d'une autre interprétation, aussi simple et aussi naturelle. Comme nous l'avons dit à diverses reprises, les bâtonnets de ces figures peuvent être considérés

comme les bâtonnets jumeaux, issus de la division longitudinale et en voie de se dégager, mais se tenant encore par les extrémités. Remarquons aussi que les couronnes à bâtonnets infléchis peuvent donner naissance à ces figures aussi bien que les couronnes à bâtonnets rectilignes. La présence de pareilles images n'est donc pas de nature à infirmer l'autonomie des couronnes à éléments recourbés.

D'un autre côté, certaines données positives militent en faveur de l'existence de ces couronnes, par exemple la manière dont elles se forment. C'est ainsi qu'on voit dans les FIG. 18 à 24 les bâtonnets se courber peu à peu en se portant vers l'équateur; la forme qu'ils possèdent dans la couronne, ils la possédaient déjà antérieurement. Il arrive même fréquemment qu'ils ont la forme en U à la fin de la période pelotonnée, ainsi qu'on peut le voir sur les FIG. 51, 67, 104, 158 *b*, 179, 198 *c*, 208, 228, 230 *a*, 237 *b*, 255. Ensuite, nous l'avons déjà dit, ils se colorent entièrement par le vert de méthyle, et ils ne portent généralement pas trace d'étranglement; leur diamètre est uniforme. On comprend très bien d'ailleurs que la scission en anses parallèles et droites donne lieu à ces sortes de couronnes; il suffit d'admettre que les bâtonnets qui en résultent s'incurvent à leur partie médiane, chose toute naturelle puisqu'ils s'incurvent si souvent durant les étapes précédentes dans l'autre mode de scission. Enfin n'oublions pas de mentionner un fait que nous connaissons, et qui a son importance dans la question que nous traitons : toutes les couronnes d'un cyste ou d'une cellule multinucléée sont identiques; elles sont toutes, ou bien à bâtonnets droits, ou bien à bâtonnets incurvés. Si ces dernières couronnes dérivaient constamment des premières, on y trouverait, du moins assez fréquemment, les deux sortes de couronnes. Car la coïncidence entre les phases de la division n'est pas mathématique, on rencontre au contraire très souvent les phases les plus diverses au sein d'une même colonie; on devrait donc à plus forte raison trouver côte à côte deux étapes aussi voisines. Pour ces diverses raisons nous croyons que les couronnes à bâtonnets recourbés existent comme telles chez les arthropodes, aussi bien que chez les batraciens et d'autres animaux.

b. En est-il de même des couronnes à bâtonnets érigés?

Ces couronnes, signalées par MAYZEL chez les *Liparis*, nous les avons rencontrées en abondance dans tous les groupes, nos figures en font foi. A parler d'une manière générale, nous les considérons comme autonomes, aussi bien que les précédentes et pour les mêmes raisons, à savoir leur mode de formation et leur présence exclusive dans certains cystes. Lors de la scission parallèle, on voit les tronçons allongés se raccourcir de plus en plus pour former directement les bâtonnets courts et trapus de la couronne sans subir d'inflexion, FIG. 258, 261 et 262. On peut suivre aisément ce phénomène

dans certaines colonies où les cellules sont à diverses phases de la première étape de la caryocinèse. Dans l'autre mode de scission les bâtonnets possèdent leur forme et, le plus souvent, leurs dimensions dès l'origine, c'est-à-dire dès le moment de la scission FIG. **34**, **96**; ils ne font ensuite que s'ordonner en couronne sans être soumis à aucune modification FIG. **34** à **36** et **96** à **100**. Ils sont donc droits et simples.

Mais il n'est pas toujours facile de déceler la constitution des éléments de la couronne. Il arrive en effet fréquemment que les tronçons se courbent immédiatement après la scission de la forme pelotonnée, comme on le voit dans les FIG. **51**, **158** *b*, **237** *b*, etc. Or il se pourrait, dans certains cas, que les deux branches se rapprochent au point de se toucher, et de se confondre, pour ainsi dire, en un bâtonnet trapu et droit, désormais simple en apparence, mais double en réalité. Les couronnes qui en résulteraient seraient donc trompeuses; au lieu d'être formées de bâtonnets droits, elles seraient formées de bâtonnets fortement recourbés en U. Telle pourrait être la couronne de la FIG. **47** *a*. En outre l'accolement des branches se fait facilement sous l'influence des réactifs, lorsqu'elles sont rapprochées. Il est donc difficile de se prononcer dans un cas particulier sur l'homogénéité des bâtonnets, et par conséquent sur l'autonomie des couronnes, dans le second mode de scission; ce n'est que par l'examen attentif des bâtonnets au moment où ils se forment aux dépens du boyau que l'on peut lever tout doute à cet égard. Or cet examen n'est pas facile. C'est là une des raisons qui rend si laborieuse l'étude de la division longitudinale à l'équateur, ainsi que nous le dirons tout à l'heure.

V. Les phénomènes qui se passent au sein des couronnes équatoriales sont différents. Tantôt la dislocation se fait sans division préalable des bâtonnets, tantôt seulement après cette division.

1° *La dislocation s'effectue sans division.*

Nous avons spécialement insisté sur ce point en parlant des divers groupes d'arthropodes p. 257, 267, 272, 281, 287, 295; FIG. **24** à **31**, **47** *b*, et **48** *b*, **70** à **73**, **81**, **107** et **108**, **120**, **162**, **178**, **189** et **190**, enfin **299**.

Pour constater ce fait nous avons eu recours à l'observation de la dislocation même de la couronne, mais surtout à la numération et aux caractères des bâtonnets qui descendent vers les pôles, ou qui constituent les couronnes polaires.

Le premier moyen est assez souvent sujet à caution, car il est difficile dans bien des cas de distinguer la phase qui suit la couronne de celle qui la précède, et l'on peut prendre aisément une couronne qui n'est pas entière-

ment achevée pour une couronne qui se disloque, ainsi que nous l'avons fait observer déjà p. 257. Cependant dans les cas de scission en anses parallèles cette distinction est plus facile, les deux phases dont nous parlons étant différentes : FIG. 54 *b* et *d*, FIG. 129 et 131.

La numération des bâtonnets des couronnes équatoriales et des étapes antérieures d'une part, et d'autre part celle des bâtonnets qui constituent les deux groupes de la seconde phase est un critère plus certain lorsqu'il est bien appliqué. Pour cela plusieurs conditions sont requises. Il faut user de préparations réussies dans lesquelles la fusion des éléments a été évitée, et d'objets où les bâtonnets ne sont ni trop nombreux ni trop serrés FIG. 24 à 28. En outre il est nécessaire de pratiquer la numération sur des cellules semblables, appartenant à la même génération, ou à peu près, et pouvant par conséquent être comparées au point de vue du nombre des bâtonnets. Cette dernière condition est surtout réalisée dans les cystes, car leurs cellules sont identiques : elles sont de même âge et possèdent généralement le même volume et le même nombre de bâtonnets. Aussi c'est à ces colonies que nous avons eu recours de préférence, le lecteur a pu le voir dans le corps de ce travail, afin de donner au procédé de numération toute la valeur qu'il peut posséder. La FIG. 178 reproduit un des exemples les plus remarquables que nous ayons rencontrés, et qui remplit les conditions susmentionnées. Toutes les cellules de ce cyste sont identiques et possèdent de 20 à 24 bâtonnets. Or les deux groupes de la cellule *f* ne renferment chacun que 10 bâtonnets, c'est-à-dire la moitié des éléments de la couronne *e* et des autres cellules *a*, *b*, *c* qui sont à une phase antérieure.

Au surplus il existe quelques particularités qui fournissent également la preuve de notre assertion : tels sont la forme spéciale des bâtonnets de la couronne et les indices de division longitudinale qu'on y remarque pendant la phase équatoriale, FIG. 47 *a*, 292. En effet les bâtonnets se retrouvent alors avec les mêmes caractères, facilement reconnaissables, durant leur marche descendante et jusque dans les couronnes polaires, FIG. 47 *b* et 48 *b*, FIG. 299, 162, 191, 73. Ils n'ont donc subi aucune division à l'équateur, p. 258, 267, 272, 293, 281.

Enfin nous avons mentionné dans le cours de nos descriptions un dernier caractère distinctif de la dislocation sans division préalable. Chaque filament achromatique porte dans ce cas un seul bâtonnet FIG. 26, 47 *b*, 162, etc.; tandis que, lorsque la division est intervenue, il en porte deux qui sont opposés et qui appartiennent chacun à l'un des groupes descendants FIG. 93, 132, 160, 192, 230 *f*, 295, etc. Ce caractère est utile chez les arthropodes, car les filaments du fuseau y sont puissants et se distinguent généralement avec facilité.

Les résultats auxquels l'emploi de ces divers moyens d'investigation nous a conduit sont en opposition, nous ne l'ignorons pas, avec les idées qui dominent aujourd'hui dans la science. On admet généralement une division équatoriale, soit longitudinale soit transversale; la plupart des observateurs sont même visiblement enclins à n'admettre plus qu'un mode de division, le mode longitudinal. Mais il est du devoir de tout savant de faire ses recherches avec liberté et de dire ce qu'il croit avoir observé, au risque de passer parfois pour un retardataire aux yeux des personnes qui sont peu familiarisées avec les variations infinies des phénomènes biologiques, ou qui n'ont dirigé leurs recherches que sur un objet déterminé ou sur un petit nombre d'objets de même nature. Deux mots encore.

Flemming (1) a observé dans le testicule de la salamandre un phénomène analogue à ceux que nous venons de mentionner. Sa fig. S 6 est identique avec notre fig. **73**; comme dans celle-ci les couronnes polaires y sont en voie de division longitudinale. Que cette division ait commencé à s'indidiquer dans la couronne, ou aux pôles seulement, il importe peu dans la question présente, car dans un cas comme dans l'autre la dislocation de la couronne a dû s'effectuer sans division préalable. Les bâtonnets se sont portés in toto et tels qu'ils étaient, les uns d'un côté, les autres de l'autre, et sont arrivés aux pôles moitié par moitié, ainsi que nous l'avons décrit chez les sauterelles p. 258, fig. **24** à **28**.

Nous avons trouvé il y a plusieurs années trois figures identiques à notre fig. **73** et à celle de Flemming au sommet du sac embryonnaire de la *Paris quadrifolia*, et plus récemment une seule chez le *Majanthemum bifolium*. Sur une coupe transversale d'une foliole du périanthe du *Lilium candidum* nous avons observé également deux couronnes polaires formées d'un petit nombre de bâtonnets (5 ou 6), épais et striés, de tous points identiques à ceux des couronnes équatoriales, et dont quelques-uns seulement présentaient les premiers indices d'une division longitudinale. Ces faits viennent à l'appui de ceux que nous avons rencontrés dans les cellules testiculaires des arthropodes. Sans vouloir exagérer leur fréquence, nous pouvons en tirer logiquement cette conclusion générale, que la dislocation de la couronne n'est pas *essentiellement liée* à la division équatoriale; ni, à plus forte raison, à la division longitudinale des bâtonnets, ainsi que semblent l'admettre Heuser (2) et plusieurs autres observateurs.

(1) Flemming : *Zellsub. Kern und Zellth.* p. 258, fig. S.

(2) Heuser : Bot. Centralblatt, 1884, nos 1 et suivants.

2° *La dislocation est accompagnée de division.*

Cependant il se fait souvent une division à l'équateur chez les arthropodes, aussi bien que chez d'autres animaux et chez les végétaux. Ce fait est tout à fait certain, un grand nombre de nos figures le prouvent. Nous avons assez insisté sur ce point dans le texte pour ne plus y revenir.

Quel est le caractère de cette division? Est-elle longitudinale ou transversale? est-elle l'une et l'autre à la fois?

Cette question nous a beaucoup occupé. Elle n'est pas facile à résoudre, et nous avons souvent regretté les longues heures que nous lui avons consacrées. Les objets sont ténus, variables, d'une grande altérabilité; on rencontre rarement deux images semblables, soit sur les coupes microtomiques, soit même sur les préparations obtenues par dissociation, et ces images sont le plus souvent douteuses et équivoques!

Résumons brièvement les résultats obtenus.

a) Dans des cas nombreux la division est longitudinale. On ne saurait expliquer autrement les images que nous avons rencontrées chez les araignées FIG. **191** à **193**, et chez les libellules FIG. **73**. Les FIG. **310** et **311** de la scolopendre parlent dans le même sens. Il en est de même des images du bacille FIG. **292** à **295**, de la cétoine FIG. **159** et **160**, de la féronée FIG. **132**, de l'aselle FIG. **228** et **229**, du crangon FIG. **249** et **250**, de la squille FIG. **259**, de la forficule FIG. **52** *a* et *b*, des acridiens FIG. **48** *a*. Il semble naturel également d'interpréter comme nous l'avons fait les FIG. **37**, **174** et **187**, ainsi que les FIG. **93** *a*, **230** *f* et autres semblables. En rapprochant de ces dernières images les images douteuses reproduites dans les FIG. **65**, **103**, **128** *b*, **130**, **205** *c*, **233** *a*, etc., sur lesquelles nous avons plus d'une fois appelé l'attention, et qui sont assez fréquentes, la signification que nous leur avons attribuée semble aussi justifiée. Cet ensemble d'observations, puisées dans tous les groupes, est imposant, et nous croyons pouvoir conclure à l'existence de la division longitudinale chez les arthropodes en général.

Cependant les figures que nous venons de rappeler sont loin d'avoir toutes la même valeur. Nous avons déjà fait p. 305 quelque réserve à propos des FIG. **310** et **311**. On pourrait aussi formuler une objection à propos de la FIG. **48** *a*. Les bâtonnets s'y divisent, il est vrai, comme dans les couronnes semblables des végétaux, p. 256. Mais avant de conclure avec certitude à une division longitudinale il faudrait prouver que les bâtonnets lobés sont simples à l'origine, qu'ils ne sont pas le résultat de l'accolement des deux branches d'un bâtonnet fortement recourbé, car, s'il en était ainsi, on devrait au contraire admettre une division transversale. Or, nous n'avons

pu trancher cette question préalable; malgré nos recherches multipliées nous n'avons pas rencontré un seul noyau où la scission de la forme pelotonnée fût à son premier début. Ce n'est donc que par analogie que l'on peut, ainsi que nous l'avons dit p. 257, y voir une division longitudinale. Mais l'analogie n'est pas un guide sûr en biologie.

Nous avons émis également, à propos de la division de certaines couronnes, quelques doutes basés sur la facilité avec laquelle les branches des bâtonnets s'accolent à toutes les phases de la caryocinèse FIG. **93**, **296** et **297**; cette fusion, avons-nous dit, pourrait donner naissance à des couronnes à bâtonnets droits. Or, dans ce cas, les bâtonnets seraient doubles, et la division longitudinale que l'on y surprendrait serait un leurre; elle ne serait en réalité que la séparation des branches constituantes, accompagnée d'une division transversale à l'extrémité formée par le coude du bâtonnet. Pour conclure avec une pleine certitude dans un cas particulier, il est donc nécessaire de s'assurer que la scission de la forme pelotonnée donne naissance à des bâtonnets simples, et que ceux-ci demeurent tels jusqu'à la phase équatoriale. Nous croyons avoir constaté qu'il en est ainsi chez la scolopendre FIG. **300** à **302**, la forficule FIG. **49** à **51**, le bacille, la chélonie FIG. **95** et **96**, le crangon FIG. **247**, la squille, plusieurs araignées; tandis que nous n'avons pas rencontré de figures démonstratives chez la féronée et la cétoine, ni chez l'aselle aquatique. Si nous avons cru devoir interpréter les images équatoriales de ces dernières espèces comme celles du premier groupe, c'est à cause de leur similitude frappante.

L'absence d'indices suffisants et la possibilité de la fusion naturelle ou artificielle des branches des bâtonnets ne sont pas les seules causes qui rendent l'étude de la division équatoriale si laborieuse et si incertaine. Il en est une autre qui, brochant sur le tout, la complique singulièrement : nous voulons parler de la division transversale.

L'étude sérieuse que nous avons faite de la couronne chez l'*Astacus* nous y a révélé l'existence de ce mode de division p. 322, FIG. **246** *f*. C'est ici le lieu de consigner quelques observations que nous avons réservées à dessein pour cette discussion. A côté des FIG. **310** et **311** de la scolopendre nous avons trouvé cinq ou six couronnes dont les bâtonnets étaient étranglés transversalement, et dont les deux moitiés homogènes et solides ne se tenaient plus que par un mince pédicule, exactement comme dans la FIG. **246** *f* de l'*Astacus*. En se rendant aux pôles ces moitiés forment les couronnes polaires de la FIG. **313**, qui sont à bâtonnets courts et trapus, semblables à ceux de la FIG. **246** *j*, et qui font contraste avec celles de la FIG. **312**, issues selon toute apparence de la division longitudinale. A quatre ou cinq reprises

différentes nous avons rencontré chez la forficule des images identiques; si nous voulions les mettre sous les yeux du lecteur, nous devrions reproduire exactement la FIG. 246 *f*. Ces trois objets ont été soumis à un examen attentif, et nous avons pu y suivre toutes les transitions entre les premiers indices de l'étranglement des bâtonnets et son achèvement complet. Chez la forficule les couronnes dont nous parlons présentaient un tout autre aspect que celles des FIG. 52 *a* et *b*. Les bâtonnets de ces dernières portent une bande hyaline centrale et sont légèrement lobés aux extrémités. Ces particularités font défaut sur les couronnes dont les éléments s'étranglent transversalement. Leurs bâtonnets pleins et uniformément colorés sont coupés par un sillon qui se marque à leur partie médiane et qui s'avance progressivement vers le centre, voilà tout. Les nouveaux bâtonnets qui en résultent, aussi gros, mais de moitié plus courts que les anciens, se colorent également en totalité, et n'ont jamais la forme de fer à cheval. Tous ces phénomènes sont donc calqués sur ceux de l'écrevisse et de la scolopendre. Dans les autres groupes nous n'avons point rencontré d'images aussi nettes, où l'étranglement fût pris sur le fait; nous n'y avons remarqué que ces images que nous avons qualifiées de douteuses : FIG. 103, 128 *b*, 130, 205 *c*, 253 *a*, par exemple, et qui peuvent être interprétées indifféremment, ainsi que nous l'avons dit plusieurs fois dans le texte, dans le sens de l'un ou l'autre mode de division. En résumé, dans trois groupes différents nous croyons avoir constaté l'existence de la division transversale à l'équateur et, dans tous les arthropodes, on trouve fréquemment des images qui *peuvent* s'y rapporter. Voilà les faits.

En présence de ces données contradictoires, et de la différence d'interprétation que peuvent recevoir un grand nombre de figures, l'observateur consciencieux est fort embarrassé pour formuler ses conclusions. Il l'est d'autant plus que les savants qui se sont occupés des deux modes de division équatoriale en ont parlé comme de deux choses qui s'excluent mutuellement.

Nous nous sommes demandé bien des fois, dans le cours de ce travail, si cette exclusion était justifiée, ratifiée par la nature, toujours si mobile et si bizarre dans le monde organique. Sans doute on croirait volontiers que les deux modes de division ne peuvent exister à la fois dans la même couronne. Cependant la chose est-elle impossible? Jetons un regard sur les images du bacille, de la féronée, de la cétoine, de l'aselle. etc., FIG. 292 à 296, 132, 159, 160 et 229. A la rigueur on pourrait y voir une double division. La nucléine, qui remplissait d'abord le bâtonnet, se scinderait longitudinalement en deux lames latérales, lesquelles en s'acheminant vers les deux extrémités du bâtonnet y formeraient une bande arquée; un étranglement transversal viendrait ensuite séparer ces deux bandes qui se présenteraient

alors comme deux fers à cheval indépendants et opposés par leur concavité. Cette explication n'est pas celle que nous avons adoptée, mais en présence d'objets aussi difficiles à analyser, elle pourrait surgir dans l'esprit de l'observateur.

Quoi qu'il en soit de cette coexistence, nous ne voyons pas, avouons-le, pourquoi une cellule ne pourrait subir les deux modes de division successivement, c'est-à-dire à des caryocinèses différentes; nous ne voyons pas davantage pourquoi diverses cellules d'un testicule ne la présenteraient pas en même temps.

Ces vues seront complétées lorsque nous parlerons du but et de l'utilité de la caryocinèse (1).

VI. Dans certains cas la division longitudinale est différée jusqu'à l'étape des couronnes polaires.

Témoins les FIG. **48** *b*, **73**, **191** dont nous avons parlé aux p. 261 et 281. La dernière de ces figures prouve que la division des bâtonnets a commencé à l'équateur, mais ailleurs la division pourrait bien s'exécuter tout entière dans les couronnes polaires, comme l'indique la FIG. **73**. Ces faits s'expliquent en admettant que la division n'a pas eu le temps de se faire à l'équateur, à cause de la rapidité avec laquelle les figures se succèdent. Si nous insistons sur ce point c'est à cause de l'opinion émise par E. VAN BENEDEN (2), à propos de la FIG. *S* 6 de FLEMMING, dont nous avons nous-même parlé tout à l'heure p. 332. Ce savant présume que la figure prérappelée indique une seconde division longitudinale, une première ayant déjà eu lieu à l'équateur. Nous ne pouvons partager cette opinion, quant aux cellules testiculaires. Qu'on se rappelle dans quelles circonstances ont été trouvées les images de la FIG. **191**, p. 293. Elles ont été trouvées dans 5 ou 6 cystes, côte à côte avec des couronnes équatoriales portant les mêmes indices de division. On a remarqué en outre dans l'un des cystes la FIG. **192**. Que conclure de la coexistence de ces images? sinon que, d'une part la division, indiquée dans les couronnes, s'était effectuée à l'équateur FIG. **192**; tandis que d'autre part les couronnes s'étaient disloquées avant l'achèvement de cette division FIG. **191**. Celle-ci est donc retardée jusqu'au stade polaire.

(1) Voir : Rapports entre les deux modes de division.

(2) E. VAN BENEDEN, l. c., p. 599.

VII. Le retour des bâtonnets vers les pôles se fait de deux manières. — Les bâtonnets conservent leur indépendance au sein des couronnes polaires.

a) Les éléments de la couronne s'acheminent en général vers les pôles, en descendant sur leur filament, dans la direction de l'axe organique du fuseau. Cependent les FIG. **37** à **43** prouvent qu'il peut en être tout autrement. Ici les bâtonnets ne cheminent pas; le fuseau s'ouvre, et ils sont emportés avec les filaments dans une direction diamétralement opposée à celle de l'axe organique. Détail singulier, qui renverse pour ainsi dire la cellule, et change l'orientation de la division! Il démontre une fois de plus combien sont variables les lois les plus constantes de la caryocinèse, jusque dans un même genre des cellules, chez un même animal, et durant l'évolution du même phénomène (1).

b) La fusion des bâtonnets en une masse amorphe et lobée, admise chez les arthropodes par les auteurs qui nous ont précédé, est due à l'action des réactifs, ou à un défaut de soins dans les manipulations; cela n'est point douteux. L'examen des nombreuses couronnes polaires qui sont reproduites dans nos planches, et qui appartiennent à tous les groupes d'arthropodes, prouve à l'évidence que leurs éléments, droits ou courbés, sont nettement séparés les uns des autres, tout aussi bien que chez la salamandre ou chez les végétaux.

VIII. Le boyau se reconstitue par l'union bout à bout des éléments des couronnes polaires, mais cette union se fait de diverses manières, et à des moments différents.

1° Il semble parfois que les bâtonnets se soudent par leurs bouts, latéralement, c'est-à-dire avec leurs voisins de droite et de gauche, comme on le voit sur la FIG. **109** *b* et surtout sur la FIG. **196** *b* et *c*. Le boyau reconstitué se présente alors en zigzag à l'intérieur du noyau. Ailleurs les bouts libres et supérieurs des bâtonnets s'incurvent en dedans, et se soudent au centre de l'étoile où ils se rencontrent; l'union se fait donc ici entre les rayons qui sont diamétralement opposés dans la couronne, FIG. **177**, **183**, **185** et FIG. **253**, p. 296 et 312 (2). Alors la couronne conserve sa forme. Les noyaux présentent aux deux pôles une structure rayonnante, et sur les côtés une striation parallèle : détails qui sont dûs à la direction, là rayonnante, ici parallèle, des anses du nouveau boyau FIG. **165**, **166**, **251** à **253**. L'axe *organique* du

(1) Nous avons dit, dans la note (2) de la p. 260, que ces faits font rentrer dans le cadre de la caryocinèse ordinaire les phénomènes signalés par E. VAN BENEDEN pendant la formation dn globule polaire chez l'ascaride du cheval.

(2) Voir l'explication des planches : PL. VII, FIG. 253.

noyau est alors facile à saisir. Nous avons ainsi appelé, p. 296, la ligne qui joint les deux points de rayonnement des circonvolutions nucléiniennes. Celles-ci sont distribuées régulièrement par rapport à cet axe et, lorsque le noyau entre en division, cet axe devient l'axe de la figure caryocinétique FIG. **167** à **170**. Pendant le développement subséquent du nouveau noyau, la disposition primitive des anses se maintient ou se trouble. Dans le premier cas, le noyau au repos conserve cette structure rayonnée et parallèle que nous avons signalée chez les arachnides, chez certains crustacés, etc., p. 198 et 296. Dans le second il la perd, les anses étant déplacées et rejetées de côté et d'autre durant l'accroissement. Les noyaux de ce genre sont fréquents, et ils se rencontrent même souvent à côté d'autres dont la structure primitive n'a subi aucune modification. L'axe organique du noyau n'est plus alors discernable. Persiste-t-il dans sa position première? varie-t-il avec les changements de direction des anses du boyau? On ne saurait le dire. Quelle que soit sa position, on peut admettre que c'est lui qui détermine l'axe du fuseau, et par conséquent l'orientation de la figure caryocinétique(1). Nous avons fait remarquer p. 296 que l'axe organique coïncide, tantôt avec le petit axe, tantôt avec le grand axe de *figure* du noyau.

Enfin dans certaines circonstances, et peut-être dans certains objets, les couronnes polaires se disloquent entièrement; il en résulte que la soudure de leurs éléments se fait sans ordre et sans règle apparente FIG. **88**, **147** et **148**, **149** à **152**, **163** *c*, **210** à **217** et **241**.

2° Nous avons avancé en second lieu que l'union des bâtonnets se fait à des moments différents. Les FIG. **32**, **45**, **74** et **75**, **177 185**, **196** *b*, **252** et **253** prouvent que, dans des cas nombreux, elle se fait immédiatement après la constitution des couronnes polaires; le boyau est souvent reconnaissable au moment où la membrane nucléaire s'élabore. Mais il n'en est pas toujours ainsi. Il n'est pas rare en effet de rencontrer des noyaux dont la membrane est parfaitement reformée, et dans lesquels cependant les tronçons nucléiniens sont encore isolés, en partie ou en totalité; la soudure ne s'opère alors que lentement et progressivement FIG. **88**, **147**, **150** à **156**, **210**, **213** à **217**, etc. Peut-être aussi, çà et là, le boyau ne redevient-il pas continu, ainsi que nous l'avons dit p. 301 en parlant des myriapodes.

Tels sont les résultats auxquels nous sommes arrivé par l'étude des changements que subit l'élément nucléinien pendant la caryocinèse des cellules testiculaires. Ce qui frappe surtout l'observateur, lorsqu'il veut s'attacher

(1) C. RABL (*Ueber Zelltheilung*; Morphol. Jahrb. 1885, t. X, p. 214) a montré récemment que, chez la salamandre, les anses de la forme pelotonnée, et les bâtonnets qui en résultent, s'orientent par rapport à deux pôles opposés; ces pôles sont ceux de notre *axe organique*.

aux détails, c'est la multiplicité et la variabilité des figures, et des processus mis en œuvre pour les produire. La nature se joue de lui. Il en éprouve un véritable tourment, d'autant plus grand que les travaux modernes tendent à emprisonner la caryocinèse dans un schéma uniforme. Il semble en effet naturel de penser qu'un phénomène aussi général doit s'exécuter d'une manière typique dans tous les groupes. N'oublions pas cependant que les recherches approfondies n'ont porté jusqu'ici que sur un nombre d'objets assez restreint : certains tissus des batraciens, l'endosperme et l'anthère des végétaux, surtout des monocotylés, et quelques œufs d'animaux. Les lois que notre esprit, toujours porté à généraliser, c'est-à-dire à dépasser les prémisses, vroudrait dégager de ces études ont besoin de contrôle. L'analogie cesse d'être un guide sûr lorsqu'elle ne peut s'appuyer sur un très grand nombre de faits bien constatés, et puisés à tous les degrés de l'échelle organique et dans tous genres de cellules. Nous sommes loin d'en être arrivés à ce résultat désirable. Dans l'état actuel de la science, vouloir enchaîner la nature à nos formules c'est oublier qu'elle arrive à ses fins par les moyens les plus variés et parfois les plus disparates, moyens qui nous sont encore en partie inconnus. Surprendre ces moyens, les enregistrer, les analyser, telle est donc la tâche principale de l'observateur à l'heure présente.

Nous sommes tous les jours témoins des inconvénients qui s'attachent aux conclusions prématurées. Ainsi, pour rester dans notre sujet, nous ferons observer que plusieurs auteurs ont déjà mentionné dans la caryocinèse des particularités qui ne peuvent rentrer directement dans le schéma de FLEMMING. E. VAN BENEDEN vient de signaler encore plusieurs faits de ce genre dans les cellules testiculaires et dans l'œuf en segmentation de l'ascaride du cheval. Le lecteur peut apprécier ceux que nous venons d'enregistrer; nous en rencontrerons de nouveaux dans les paragraphes suivants.

La variabilité est un caractère essentiel des phénomènes biologiques. On pourrait dès maintenant formuler divers schémas, s'éloignant de plus en plus de celui de FLEMMING, *qui n'est appliquable qu'aux exemples les plus complets de la caryocinèse totale.* L'utilité de ces schémas serait fort discutable. Plus on interrogera la nature, plus on trouvera, nous en avons la ferme conviction, que la caryocinèse n'a rien d'immuable, mais qu'elle descend par des degrés insensibles jusqu'à se rencontrer avec la division acinétique (1).

(1) Voir plns loin : Rapports entre les deux modes de division.

§ II. Changements de la portion plasmatique du noyau et de sa membrane.

IX. Le fuseau est une production du noyau (1).

Cette conclusion exige quelques développements.

A l'état de repos le caryoplasma réticulé est visible ou invisible, suivant les noyaux que l'on considère. Il est visible dans la panorpe FIG. **82**, dans la lithobie, le scutigère, etc. FIG. **210**, **214** à **217**, et même dans la scolopendre qui possède un noyau ordinaire FIG. **300**. Elle l'est également dans le géotrupe FIG. **287**, l'éristale FIG. **289**, l'hydrophile FIG. **268**. Nous n'avons pas à revenir sur ce point qui a été traité *ex professo* dans l'Introduction, p. 201 et suivantes. L'aspect des divers noyaux que nous avons rencontrés a du reste été indiqué dans le cours de ce mémoire.

Au moment de la division, et dès le début de la forme pelotonnée, cet aspect peut changer. En général le noyau devient plus hyalin; en effet, nous avons vu que les granules albuminoïdes de l'enchylème s'effacent et se fusionnent peu à peu chez les lithobies, les panorpes, en un mot dans les noyaux où ils existent. Les nucléoles, qui sont aussi en partie formés d'albuminoïdes, subissent le même sort. Le noyau renfermerait donc un composé chimique : soit un sel apporté par l'eau, soit un ferment dégagé pendant le travail qui se fait à ce moment, qui dissout les albuminoïdes ordinaires. On peut admettre qu'ils sont alors transformés en plastines, ou en substances analogues, destinées à former le fuseau. Pendant que le noyau subit ce changement intérieur, et que le boyau se scinde, la portion plastinienne devient visible, ou se marque davantage, sous la forme de réticulum ou de filaments; nous avons donné plusieurs exemples qui prouvent cette assertion, FIG. **17** à **21**, **34**, **60**, **67**, **158**, **301** et **302**. Mais c'est surtout au moment où le noyau s'allonge que le fuseau se dessine avec netteté : FIG. **21** et **22**, **35**, **61**, **78**, **83**, **97**, **101**, **114** et **115**, **125**, **135** à **137**, **170**, **209**, **213** *a*, **230** *b*, **244** *b* et *c*, **256**. L'étude du noyau est alors des plus intéressante pour trancher la question si controversée, et si diversement résolue, de l'origine du fuseau. Aussi avons-nous accordé toute notre attention à cette phase.

Il nous a toujours semblé que le meilleur moyen de vider la controverse était de rechercher si l'on ne trouverait pas des fuseaux tout formés à l'intérieur des noyaux encore pourvus de leur membrane. Nous avons déjà

(1) C'est dans les cellules testiculaires d'un arthropode, la *Blatta germanica*, que le fuseau a été découvert par Bütschli (1875) en dehors des œufs où il avait été remarqué depuis longtemps. Dans son grand travail de 1876, Bütschli affirme que tout le fuseau dérive du noyau, mais sans apporter de preuve suffisante à l'appui de son assertion. On verra par ce qui suit comment cette opinion doit être modifiée.

appelé l'attention dans notre *Biologie* (1) sur la valeur de ces *fuseaux intérieurs* et nous en avons donné deux exemples, dont un est reproduit ici FIG. **268**, PL. VII. En préparant ce travail nous en avons trouvé de plus démonstratifs encore; le lecteur les connait. Rappelons seulement les FIG. **21**, **60**, **78**, **79**, **83**, **114**, **125**, **135**, **213** *a*, **304** et la description qui en a été faite aux p. 254, 270, 280 et 304. Les FIG. **21** et **304** ont une valeur spéciale. La première parce que le noyau qu'elle représente était débarassé du cytoplasme et nageait librement dans le liquide de la préparation, p. 254; l'examen en était donc facile. La seconde à cause de l'épaisseur des granulations de la membrane nucléaire, détail qui permettait de la reconnaître aisément. En parlant des sauterelles nous avons du reste fait remarquer que nous avions observé plusieurs figures (une douzaine) semblables à la FIG. **21**; quant à la FIG. **304** nous l'avons revue au moins 7 ou 8 fois dans le cours de nos observations sur la scolopendre. Les autres figures susmentionnées n'étaient pas moins démonstratives aux yeux d'un observateur dont l'attention aurait été attirée sur elles. Nous devons à la sincérité d'avouer que nous n'avons pas conservé le moindre doute sur la persistance de la membrane nucléaire dans des cas assez nombreux.

On pourrait nous objecter, avec STRASBURGER et ses partisans (2), que la membrane était peut-être résolue en un point limité, par où le cytoplasme eût pénétré à l'intérieur du noyau, et donné naissance au fuseau. Mais nous n'avons pu découvrir le moindre indice d'une semblable perforation. L'aspect intérieur de ces noyaux n'accusait d'ailleurs en aucune façon l'envahissement du cytoplasme; le lecteur pourra en juger en les comparant avec ceux des FIG. **22** et **137**, dans lesquels cet envahissement a eu lieu. Enfin il ne faut pas oublier qu'on peut suivre pas à pas la formation du fuseau intérieur aux dépens du caryoplasma dans certains noyaux qui en sont richement doués, comme ceux des FIG. **83**, **213** *a*, **301**, **302** et **304**.

Ces preuves, déjà suffisantes, ne sont pas les seules qui militent en faveur de notre opinion. On se rappelle les deux FIG. **268** *b* et **218** qui ont été décrites dans notre Première Partie, aux p. 224 et 225. La membrane des noyaux qu'elles représentent existe encore, on ne saurait en douter; celle de la FIG. **218**, épaisse et à double contour, est aussi évidente que la membrane cellulaire la mieux caractérisée. Enfin mentionnons encore la série

(1) *Biologie*, p. 240 et 241. FIG 102. — HERTWIG fait la même remarque à propos du fuseau intérieur de l'*Actinosphærium* (l. c. infra).

(2) On sait que, aux yeux de plusieurs savants, *tout* le fuseau dérive du cytoplasme. C'est cette opinion que nous combattons ici.

d'images de la FIG. **244** du pagure et les FIG. **246** *x* et *y* de l'écrevisse. Nous avons particulièrement insisté en les décrivant p. 316 et 319 sur leur valeur qui, à nos yeux, ne peut être sérieusement contestée. Dans toutes ces figures le fuseau, quoique intérieur, frappe aisément les regards

Ces faits sont nombreux; ils sont imposants. Si l'on songe en outre que, chez les protistes dont la caryocinése a été le mieux étudiée, la membrane nucléaire persiste pendant toutes les phases de la division (1), on n'hésitera pas à conclure avec certitude que le fuseau, dans ses traits essentiels, dérive du caryoplasma.

Nous pouvons maintenant nous poser la question suivante : le cytoplasma demeure-t-il étranger à la formation de fuseau? si non, dans quelle mesure y contribue-t-il?

Après la résolution de la membrane nucléaire, le cytoplasme est évidemment en communication libre et ouverte avec le fuseau et peut par conséquent y pénétrer. Nous avons vu du reste que, dans plusieurs cas, il y pénètre visiblement par les pôles. Or étant donné, comme nous venons de l'établir, que le noyau porte dans son sein les éléments du fuseau, on ne pourrait conclure du fait seul de la pénétration du cytoplasme que celui-ci entre pour une part dans la formation du fuseau; il pourrait en effet rester inactif entre les filaments et simplement baigner ces derniers.

Examinons plus attentivement la manière dont se fait l'introduction du cytoplasme.

Le lecteur aura remarqué que, à propos des sauterelles FIG. **21** et **35**, des coléoptères FIG. **137**, des araignées FIG. **168** et **169**, des panorpes, etc., nous avons constamment parlé de l'envahissement du noyau par les granules de l'enchylème seulement. En effet le réticulum cytoplasmatique reste en place, et sert exclusivement à la formation des asters (2). Il semblerait que dans des cellules comme celles des panorpes, des lithobies, de la scolopendre, etc., où le cytoplasme est si puissant et le réticulum si développé, il semblerait, disons-nous, que l'élément plastinien doit s'irradier dans le noyau par les pôles, ou pénétrer dans le fuseau primitif, devenu sans résistance par la perte de sa membrane. Il n'en est rien cependant. Malgré que notre attention fut spécialement portée sur ce point depuis deux ans, nous n'avons jamais pu constater la pénétration des trabécules ou des rayons dans le noyau hyalin, ni aux pôles, ni sur les côtés.

(1) Voir § IV de ces Conclusions.

(2) On voit, par tout ce que nous disons dans cette conclusion, que nous ne partageons pas l'opinion de ceux qui admettent après Bobretsky, Fol, Henneguy, (FIG. 3 de Henneguy, *Division cellul.*; tiré à part, p. 2), etc., que les rayons des asters pénétrent par les pôles à l'intérieur du noyau et y forment le fuseau, soit en totalité, soit en partie (E. Van Beneden, l. c. p. 601). Nous reviendrons sur ce sujet au § V.

Le meilleur objet que nous ayons rencontré pour fournir la preuve de cette assertion sont les cellules testiculaires de la *Scolopendra dalmatica*. Les asters s'y formant à une grande distance du noyau, et leurs rayons étant d'ailleurs bien marqués, on y voit plus distinctement ce qui se passe dans la région polaire. Les FIG. **301** et **302** représentent deux cellules mises au point dans la région équatoriale du noyau, au moment de la scission du boyau nucléinien. Les rayons commençants FIG. **301**, et les rayons plus développés des asters FIG. **302**, s'irradient au delà des corpuscules polaires, sous la forme d'une nappe, en passant au dessus du noyau. Aucun d'eux ne s'avance vers ce dernier à travers l'espace intermédiaire; cette portion de la cellule conserve l'aspect du protoplasme ordinaire, seulement les granules y sont atténués. Il en est de même dans la FIG. **304** (1), dans laquelle le noyau présente un fuseau intérieur, déjà bien constitué, et commence à s'allonger. Les phénomènes n'ont pas changé davantage dans la FIG. **305**. Malgré que la membrane nucléaire ait disparu, et que le fuseau soit déjà arrivé à son plein développement, ce dernier est toujours libre et indépendant au centre du double dôme formé par les asters. On ne découvre donc à aucune étape la moindre trace de la participation des rayons des asters, — ou des centres d'attraction de certains auteurs, — à l'élaboration du fuseau.

Ainsi il n'y a que les granules et le plasma de l'enchylème qui pénètrent dans le fuseau; l'élément plastinien du cytoplasme lui demeure totalement étranger. Premier fait.

Second fait : à leur arrivée dans le noyau les granules cytoplasmatiques se fusionnent. Nous avons insisté sur ce phénomène chaque fois que l'occasion s'en est présentée. Qu'on se rappelle surtout ce que nous avons dit de cette fusion à propos des sauterelles p. 254, des araignées p. 289 et des panorpes p. 284. Ces granules subissent donc le même sort que ceux du caryoplasma lui-même; ils sont dissous, et transformés peut-être en substances plastiniennes, sous l'influence des composés chimiques du noyau. On peut admettre que ce nouvel apport contribue à fortifier le fuseau ou à augmenter le nombre de ses filaments, mais pendant la cinèse, aussi bien qu'à l'état de repos, c'est le noyau qui prépare lui-même et élabore les matériaux qu'il met en œuvre. La manière dont les matériaux y sont introduits importe peu; qu'ils y pénètrent par osmose, comme dans les cellules ordinaires et les noyaux au repos, ou par une voie plus facile et plus prompte, comme dans les infusoires munis d'une bouche et les noyaux en division, le phénomène reste essentiellement le même. Le fuseau tout entier est donc l'œuvre du noyau, sa production propre.

---

(1) Le graveur a rendu l espace intermédiaire trop sombre dans cette figure.

X. *Le fuseau constitue, comme le noyau lui-même, un tout autonome, indépendant et continu dans ses parties.*

Cette thèse est la continuation et l'extension de la précédente; ajoutons quelques détails.

Nous venons de voir que le fuseau se forme indépendamment du réticulum cytoplasmatique et des asters.

Cette indépendance se maintient pendant qu'il s'allonge et se développe. On peut le constater dans tous les groupes, principalement dans les crustacés. Mais nulle part nous n'avons trouvé de preuve plus convaincante de ce fait que dans la scolopendre FIG. **305**. Le fuseau, riche en filaments et très distinct dès l'origine, se présente au milieu du protoplasme, nous venons de le voir, comme un corps étranger, libre de toute adhérence aussi bien à ses extrémités que sur ses portions latérales; les asters et les corpuscules polaires en sont toujours éloignés, et n'ont encore aucun rapport avec lui. Ce n'est qu'à force de s'allonger qu'il vient buter contre ces derniers, ainsi que cela se voit dans les FIG. **306** et suivantes. Dans la FIG. **306** il est encore séparé des asters par le corpuscule polaire, dans les autres figures les extrémités touchent au point d'origine ou de croisement des rayons cytoplasmatiques.

A ce moment il serait difficile de constater quels sont ses rapports avec les asters. Mais les phénomènes que nous avons décrits dans les sauterelles p. 259 et 260, FIG. **39** à **43**, indiquent, nous semble-t-il, que les adhérences qu'il pourrait contracter avec eux sont assez insignifiantes; on voit en effet les filaments se séparer des asters sans subir de lésions dans la FIG. **43**.

L'autonomie du fuseau se manifeste également pendant la seconde phase de la division jusqu'au moment, variable d'ailleurs, où il se transformera en cytoplasme ordinaire, phénomène qui sera étudié plus loin. Un grand nombre de nos figures démontrent cette assertion, par exemple les FIG. **86** à **88**, **108**, **211**, **189** et suivantes, **227** *b*, etc., etc. Chez les arthropodes, la constatation de ce fait est singulièrement facilitée par la puissance des filaments du fuseau, mais elle l'est surtout par la présence des vacuoles, qui font si souvent irruption dans les cellules testiculaires pendant la caryocinèse. En creusant le protoplasme, ces enclaves laissent le fuseau à nu, parfois dans toute son étendue : témoins les EIG. **45**, **74**, **75**, **109** *a*, **148**, **150**, **153** à **155**; on voit aisément dans toutes ces figures que le fuseau forme un corps distinct au milieu de la cellule. La FIG. **245** *g* et *g'* prouve plus clairement encore cette assertion. Elle provient d'une préparation de

Pagurus callidus dans laquelle toutes les cellules s'étaient digérées elles-mêmes, — sans doute parce que l'exposition aux vapeurs d'acide osmique n'avait pas été suffisante pour coaguler leurs ferments solubles. — Or, parmi les nombreuses cellules en division de cette préparation, nous n'en avons pas trouvé une seule dont le fuseau fut en communication avec le réticulum cytoplasmastique, d'ailleurs merveilleusement conservé jusque dans ses plus menus détails. Ainsi, en résumé, le fuseau possède une existence indépendante des corpuscules polaires, du réticulum cellulaire et des asters qui en dérivent.

Nous avons dit aussi qu'il forme un tout continu.

D'abord les filaments qui le composent ne sont pas interrompus à l'équateur, comme certains observateurs le prétendent encore aujourd'hui; nous n'avons pas conservé de doute à cet égard. Grâce à leur épaisseur, il est aisé de les suivre d'un pôle à l'autre FIG. **24**, **25**, **36**, etc.; on a insisté sur ce point aux p. 255 et 256.

Ensuite ils ne se terminent pas aux deux pôles; ils se continuent au-delà. L'observation directe est impuissante, il est vrai, à nous révéler la manière dont les filaments se comportent aux extrémités du fuseau, à cause de leur rapprochement. Mais rappelons-nous les FIG. **42** et **43**, et ce que nous avons dit de cette dernière à la p. 260. Les filaments de la FIG. **42**, en abandonnant les asters pour former le faisceau de la FIG. **43**, se rectifient, et se séparent nettement les uns des autres aux extrémités polaires; ils n'y paraissent donc point terminés ni soudés, ils ne font que s'y croiser pour se continuer de l'autre côté du fuseau.

D'après la FIG. **43**, il faudrait donc admettre que les filaments forment un tout complet, comme nous l'avons dit dans la note de la p. 260. D'une manière plus générale nous pouvons comparer le fuseau du noyau aux asters du cytoplasme; les deux figures présentent en effet plus d'une analogie. Elles représentent toutes deux la portion plastinienne, plus ou moins réticulée, de l'élément dont elles dérivent, et elles ont la même structure rayonnante à partir de deux pôles opposés; lorsque les asters sont puissants leurs rayons sont parallèles et ininterrompus à l'équateur comme ceux du fuseau (1); enfin les deux figures sont plus ou moins développées, suivant les objets et suivant les circonstances. Au début les rayons principaux des deux figures sont mal dessinés, mal orientés et rattachés par des trabécules latérales; celles-ci disparaissent plus ou moins pendant que les figures s'achèvent, seulement elles disparaissent plus tôt et plus complètement

(1) Voir à la p. suivante ce qui concerne les asters.

dans le fuseau. En effet, il est généralement impossible d'apercevoir de liaison entre les filaments de ce dernier. Disons cependant que nous avons observé cette année, sur une couronne équatoriale de sauterelle et sur deux couronnes d'écrevisse, vues par les pôles, quelques minces filaments transversaux à l'intérieur du cercle périphérique de bâtonnets; ces trabécules sont représentées dans la FIG. 246 *d''*, qui provient de l'*Astacus*. Nous regrettons que notre attention n'ait pas été appelée plus tôt sur ces liaisons éventuelles. Quoi qu'il en soit de leur présence, il résulte de la comparaison que nous venons d'établir que le fuseau forme un tout organique continu, au même titre que l'ensemble formé par les asters. Le premier représente le noyau, le second le cytoplasme ; l'un et l'autre sont autonomes, mais le premier est enveloppé par le second, qui lui sert de milieu, à l'état cinétique comme à l'état quiescent.

La conclusion qui se dégage naturellement de ce paragraphe est la suivante : malgré les changements notables qui y survienent, le noyau conserve pendant la cinèse l'autonomie dont il jouit à l'état de repos. L'autonomie du noyau quiescent a été nettement formulée dans notre *Biologie* (1). PFITZNER(2), dans un article récent, l'admet également. Nous venons de dire dans quel sens, selon nous, cette autonomie persiste pendant la division. L'élément plastinien, avec les bâtonnets qu'il porte, reste seul indépendant; l'enchylème cytoplasmatique y pénètre, et de son côté le plasma nucléaire se déverse dans le cytoplasme. Ce dernier point recevra bientôt les développements qu'il comporte. L'autonomie du noyau durant la cinèse ne consiste donc pas, comme le voudrait PFITZNER, dans l'absence de communication, ou d'échanges, avec le protoplasme cellulaire, mais dans son maintien comme *tout organique*, agissant avant tout par lui-même et pour lui-même : à l'instar d'une cellule qui élabore la nourriture qu'elle a puisée dans le milieu ambiant, soit par osmose comme le noyau au repos, soit par voie ouverte comme le noyau en cinèse. La présence ou l'absence d'échanges, pas plus que le mode suivant lequel ces échanges se font, ne touchent à l'autonomie organique. Une vorticelle qui prend sa nourriture par la bouche est tout aussi autonome qu'une opaline qui la prend par voie osmotique.

(1) *Biologie*; p. 211, par exemple.

(2) W. PFITZNER : *Zur morphol. Bedeutung d. Zellk.*; Morphol. Jahrb. B. XI, 1885. — PFITZNER déduit surtout l'autonomie du noyau de la différence de coloration tranchée que certains réactifs impriment au fuseau et au cytoplasme. C'est nouvelle preuve vient corroborer les nôtres.

§. III. Changements qui surviennent dans le cytoplasme.

XI. Les asters sont une modification du réticulum cytoplasmatique; le lieu et le moment de leur apparition sont aussi variables que leur puissance; ils disparaissent également à des moments différents.

Les diverses parties de cette conclusion sont l'expression fidèle des phénomènes qui ont été signalés avec soin dans le courant de notre étude.

La provenance des asters a été l'objet d'une attention spéciale de notre part, parce qu'elle ne nous paraît pas avoir été précisée par les auteurs. Elle est surtout indiquée dans la FIG. **83**, **213** *a*, **231**, **246**, **301** à **304**, **309**, et elle a été décrite avec détail p. 284 et 285, p. 305 et 313. D'après nos observations, les asters ne sont qu'une modification, une transformation passagère et plus ou moins profonde du réticulum plastinien (1). On voit en effet, au premier moment de leur formation, certaines trabécules de ce dernier s'accentuer à partir de deux points opposés, situés sur la ligne des pôles du fuseau, et se transformer en rayons qui se marquent progressivement en s'avançant vers l'équateur. En dehors des asters, le réticulum reste tel qu'il était auparavant, et fait corps commun avec eux, FIG. **245** *g* et *g'*. Le nombre, la puissance et l'étendue de ces rayons varient avec les objets, et avec les cellules d'un même objet. Les trabécules transversales, qui relient au début les rayons principaux, s'effacent à mesure que ceux-ci descendent, et sont incorporés par eux. Cette disparition existe à tous les degrés; elle est plus ou moins accentuée suivant la puissance des asters. Lorsque ceux-ci intéressent le cytoplasme tout entier, c'est-à-dire qu'ils acquièrent leur plein épanouissement, comme dans les FIG. **84**, **85**, **100**, **145**, **305**, etc., on peut constater, surtout en recourant à une digestion modérée, que les rayons sont généralement libres de toute adhérence sur un certain périmètre à partir des pôles. Mais il est rare, nous semble-t-il, que la modification du réticulum primitif soit aussi profonde dans la région équatoriale; le plus souvent les rayons principaux y paraissent reliés les uns aux autres d'une manière irrégulière, FIG. **85**, **305**, **307** et **245** *g'*. Nous devons ajouter cependant que nous avons pu constater l'isolement complet des rayons dans quelques cas particuliers. Ainsi dans la préparation de *Pagurus callidus*, qui avait subi une autodigestion, nous avons rencontré, à côté de la FIG. **245** *g* et *g'*, des asters plus développés et dont plusieurs rayons étaient isolés d'un pôle à l'autre. Nous avons fait la même observation à diverses reprises chez la *Steropus madida*, dans des métrocytes semblables à celles des FIG. **145** et **146**,

(1) Ce résultat a déjà été consigné dans notre *Biologie*, p. 192.

où l'épaisseur et la rareté exceptionnelle des rayons rendaient l'examen facile et sûr. Enfin sur des cellules fraîches et particulièrement transparentes de la *Chelonia*, nous n'avons trouvé non plus aucune liaison entre les filaments à l'équateur. L'une de ces cellules est reproduite par la FIG. **100**. En résumé, le réticulum cytoplasmatique peut subir les modifications les plus diverses pendant la division, et ce sont ces modifications qui rendent compte de la production des asters et des particularités qu'ils présentent. Reste-t-il au repos, les asters font défaut; se transforme-t-il intégralement, les asters arrivent à leur apogée, et le cytoplasme prend la forme d'un fuseau comparable au fuseau du noyau. Entre ces deux extrêmes tous les intermédiaires sont réalisés chez les arthropodes.

L'époque de l'apparition des asters est variable. Dans les FIG. **95**, **114**, **125**, **135**, **213** *a*, **301**, ils existent avant la scission de la forme pelotonnée, ou dès le début de cette scission, la membrane étant encore intacte. Ailleurs ils apparaissent après la scission, mais avant l'expansion du noyau, FIG. **208**. Enfin, le plus généralement, ils se montrent quand le noyau s'allonge, ainsi que nous l'avons signalé maintes fois dans ce travail.

Les deux asters se forment habituellement en même temps; cependant il n'y a pas de coïncidence nécessaire dans leur apparition. On se rappelle que dans les FIG. **22**, **35**, **83**, l'un deux se marque avant l'autre, p. 253, 284.

L'endroit précis où les asters prennent naissance est changeant. Ici ils se développent contre le noyau; là ils se forment plus loin, à une certaine profondeur du cytoplasme. Les myriapodes nous ont offert un bel exemple de ces variations, FIG. **213** *a*, **208**, **301** et **302**, p. 300 et 304.

La durée des asters est aussi soumise à de grandes fluctuations, suivant les espèces, et suivant les cellules que l'on examine. Nous avons fait remarquer qu'ils s'effacent généralement tôt chez les lithobies p. 301, tandis qu'ils se maintiennent longtemps chez la scolopendre p. 306. Ils disparaissent tôt également chez plusieurs crustacés p. 314. On peut voir sur la PL. IV que les asters ont généralement disparu chez les coléoptères à la phase des couronnes polaires; néanmoins ils sont encore bien marqués dans les FIG. **121** et **122**. Sur la FIG. **123** le supérieur a disparu, tandis que l'inférieur est encore nettement visible, etc., etc. Rien n'est donc plus variable que la persistance des asters, et le moment de leur retour à l'état de réticulum ordinaire et quiescent. Ce retour est indiqué dans les FIG. **240** et **241**, ainsi que dans les FIG. **313** et **314**, p. 306 et 314. Ces figures montrent que les rayons s'effacent, en même temps que les trabécules unissantes reparaissent en grand nombre. Quant à la manière dont naissent ces nouvelles trabécules, nous en dirons un mot plus loin en parlant de la transformation du fuseau en protoplasme ordinaire.

XII. Les corpuscules polaires, lorsqu'ils existent, se présentent sous divers aspects; ils apparaissent d'abord entre le noyau et les asters.

A en juger par nos observations, l'existence des corpuscules polaires est loin d'être un fait général chez les arthropodes; leur présence n'est même pas constante dans les espèces qui en possèdent. Nous les avons rencontrés dans les divers groupes, mais rarement en dehors des myriapodes et des crustacés, où ils sont plus communs FIG. 239, 246, 301, 302, 306. En parlant des corpuscules polaires de la scolopendre, p. 304, nous avons fait remarquer qu'ils font défaut sur un certain nombre de cellules en division dans une même préparation. Nous avons retrouvé les mêmes variations chez les crustacés. Dans l'écrevisse, le homard, le bernard l'ermite, etc., ils sont plus abondants dans certaines préparations que dans d'autres, traitées de la même façon et avec les mêmes soins. En outre, sur la plupart des préparations fraiches que nous avons examinées, nous avons rencontré plusieurs cellules dans lesquelles il nous fut impossible de les découvrir, à n'importe quelle phase de la caryocinèse. Ainsi, dans des cas nombreux, pour admettre leur existence il faut admettre également qu'ils s'évanouissent avec une extrême facilité : chose qui semblerait assez étonnante, car ils se maintiennent très bien dans les préparations, et ils persistent assez longtemps, plus longtemps même parfois que les asters. Nous préférons admettre que leur présence n'est nullement nécessaire, et qu'ils ne jouent aucun rôle marquant dans la division, p. 304.

Ces corps apparaissent de bonne heure. Chez la scolopendre, par exemple, ils sont déjà constitués au moment où les asters se dessinent, et lorsque la membrane du noyau persiste encore, FIG. 301; nous avons trouvé également plusieurs corpuscules pendant la même phase chez l'*Astacus*, le *Pagurus bernhardus*, etc.

Enfin, et c'est là une chose digne d'attention, ils existent lorsque la caryocinèse est intérieure, la FIG. 246*x* prouve clairement ce fait. Leur formation est donc indépendante de la résolution de la membrane nucléaire; ce n'est qu'à la faveur de l'osmose que le noyau peut y prendre part dans ces circonstances.

Les corpuscules polaires naissent d'abord en dessous des asters, FIG. 246, *x*, 301, 302. C'est pourquoi on aurait tort de penser avec certains auteurs qu'ils occupent normalement le centre de ces derniers; il n'en est ainsi que plus tard, lorsqu'ils ont été refoulés par l'allongement du fuseau FIG. 239, 306.

Le nombre et l'aspect des corpuscules sont inconstants. Chez la scolopendre ils se présentent sous la forme d'une ou de deux sphérules volumi-

neuses, hyalines et réfringentes, de consistance sirupeuse, et généralement homogènes; à deux reprises seulement nous y avons vu des granules irréguliers et solides. Dans les crustacés : l'écrevisse, le homard, etc., on trouve parfois également de 2 à 6 petits corps solides au sein d'une sphérule volumineuse, hyaline, et qui paraît liquide FIG. **246**, *x*. Cependant le plus souvent la sphère hyaline fait défaut; les corps solides sont alors plongés directement dans le cytoplasme granuleux FIG. **246** *g* et *h*. Faisons aussi remarquer que les corpuscules eux-mêmes peuvent être remplacés par un grand nombre de très fines granulations, qui se distinguent à peine de celles de l'enchylème ordinaire *cp* FIG. **246** *d*. Chez l'*Astacus* on trouve toutes les transitions entre l'enchylème et les corpuscules polaires les mieux caractérisés. Nous avons signalé également dans le même animal, FIG. **246** *f*, la présence à divers endroits de la cellule, d'amas granuleux, identiques aux amas polaires, mais situés bien loin des pôles et presque dans la région équatoriale. Ces faits nous paraissent de nature à justifier notre manière de voir concernant l'origine et la nature des corpuscules : ces productions sont de simples modifications transitoires et éventuelles de l'enchylème cytoplasmatique p. 304, 321. Aucun de leurs caractère ne nous autorise à les considérer comme étant le point de départ, la souche des centres d'attraction, ou des centres organiques des nouvelles cellules.

XIII. Ce sont les éléments nucléiniens qui élaborent, en grande partie aux dépens du cytoplasme (1), *le caryoplasma et la membrane des nouveaux noyaux.*

Dans tous les groupes, les couronnes polaires sont généralement reportées à de grandes distances dans le cytoplasme granuleux. Nous pourrions citer à l'appui de ce fait toutes nos figures représentant des couronnes polaires, mais le lecteur les connaît. Il sait que le fuseau s'allonge et se reploie souvent sur lui-même, faute d'espace, et amène ainsi la couronne dans les positions les plus diverses au sein de la cellule : FIG. **43** à **45**, **74** et **75**; **147** à **155**, **184**, **196**, etc., etc. Alors les granules du cytoplasme font irruption aux deux extrémités du fuseau et à l'entour des couronnes, comme l'indiquent les FIG. **32**, **33**, **45**, **74**. **88**, **123**, **163**, **176**, **177**, **184**, **196** *b*, **211**, **213** *b*; mais ils se fusionnent bientôt sur une étendue variable, et qui est parfois

(1) FOL : (*Recherches sur la Fécondation etc. des animaux*; Mém. d. l. soc. d. Phys. et d'Hist. nat. de Genève, 1879, t. XXVI, p. 296) dit expressément que, dans les œufs, les nouveaux noyaux ne renferment qu'une partie de la substance de l'ancien, et s'approprient du protoplasme environnant. Il dit également que le fuseau est rejeté, et demeure par conséquent étranger à leur formation. Le lecteur verra cependant que nous différons d'avis dans l'explication et l'interprétation des phénomènes.

considérable FIG. 32, 74 et 75, 88, 163 *c*, 177 *b*, 213 *c*, 214, 217, 314, etc.. C'est habituellement à la périphérie de cette zone modifiée que la membrane s'établit. Elle y naît, tantôt contre l'élément nucléinien FIG. 45, 150, tantôt un peu plus loin FIG. 177, tantôt enfin à une distance très grande. Ce dernier cas se présente généralement chez les *Lithobius* FIG. 214, 217, et il se rencontre plus ou moins fréquemment dans les autres groupes FIG. 32, 88, 185.

Les dernières figures que nous venons de citer sont des plus intéressantes, car elles prouvent à l'évidence l'indépendance du nouveau caryoplasma vis-à-vis du boyau p. 205, en même temps qu'elles nous en dévoilent l'origine. La grande sphérule protoplasmatique qu'on y voit, avec la membrane qui l'entoure, est totalement distincte des bâtonnets de la couronne, qui ont du reste conservé leur étui pendant toutes les phases de la division FIG. 57 et 58. En outre elle provient du cytoplasme; il n'y a que les extrémités enrobées des fils du fuseau qui peuvent avoir appartenu à l'ancien noyau, tout le reste est nouveau. Le lecteur voudra bien se rappeler ce que nous avons dit à ce sujet à diverses reprises, principalement aux pages 205, 262, 301.

Faisons remarquer un dernier détail : l'élément nucléinien élabore lui-même le noyau. Nous avons dit en effet que c'est toujours à partir des bâtonnets que l'auréole hyaline se constitue, et gagne de proche en proche. La fusion des granules cytoplasmatiques est d'ailleurs un fait assez constant; il est plus rare en effet que la membrane nucléaire se forme à la limite d'une sphérule granuleuse, comme celle de la FIG. 115 de la *Biologie*. Les bâtonnets de la couronne exercent donc une action sur le cytoplasme environnant. Nous pouvons citer, à l'appui de cette déduction, d'autres faits qui parlent dans le même sens. Ainsi, par exemple, les nucléoles nucléiniens sont souvent entourés d'un semblable plasma hyalin FIG. 82, formé sans doute sous l'influence de la nucléine. Nous savons aussi que le boyau pelotonné au centre du noyau possède une tendance à s'entourer d'une membrane pour se transformer en nucléole-noyau, et que certaines taches de WAGNER, celles des œufs de *Nephthys* par exemple (1), forment des noyaux en miniature au sein du caryoplasma. Rappelons encore ce fait important, constaté d'abord par STRASBURGER sur les endospermes végétaux, que certains bâtonnets, dévoyés dans leur marche vers les pôles, deviennent le centre d'autant de petits noyaux qui s'organisent à côté des deux noyaux typiques. Nous avons été nous-même plusieurs fois témoin de ce phénomène chez les sauterelles et chez la scolopendre. Une fois en

(1) *Biologie*, FIG. 99, p. 237.

particulier nous avons remarqué chez cette dernière espèce,à côté de l'un des noyaux ordinaires, deux semblables noyaux aberrants, dans lesquels il n'y avait que deux à trois bâtonnets; le fuseau était d'ailleurs encore visible et parfaitement constitué (1). En toutes ces circonstances l'élément nucléinien se comporte comme s'il possédait une tendance naturelle à s'entourer d'une portion protoplasmatique sur laquelle il agit, et qu'il sépare du milieu environnant par une membrane close; de conquérir en un mot l'autonomie au sein du cytoplasme et d'y vivre d'une vie propre.

C'est donc avec raison, nous semble-t-il, que nous avons écrit p. 251 de la *Biologie* : « A chaque division l'élément nucléinien..... se bâtit une nouvelle demeure. »

XIV. La majeure partie du fuseau devient portion intégrante du cytoplasme.

Cette thèse est facile à prouver ou, pour mieux dire, nous l'avons prouvée d'avance en montrant dans chaque groupe que le noyau se reforme aux deux extrémités du fuseau, et se sépare du corps de ce dernier. Le fuseau reste donc définitivement plongé dans le corps de la cellule. L'étude attentive des phénomènes qui se passent ensuite montre ce qu'il y devient. Il n'y disparaît pas, il ne s'y fond pas, comme semblent l'affirmer les auteurs; il s'y maintient et s'y transforme en cytoplasme. Les granules de l'enchylème continuent à s'y porter en abondance, et cette fois pour ne plus subir de modifications, FIG. **32**, **147**, **150** à **152**, **214**, **215**, **314**. etc. En même temps le fuseau perd de sa régularité, et fait retour au réticulum plastinien; il se change donc en protoplasme ordinaire, que l'on ne distinguera plus désormais du cytoplasme voisin. Nous devrons reprendre cette thèse dans le Chapitre Second consacré à la plasmodiérèse, en parlant du retour du cytoplasme à l'état de repos.

Ce court exposé suffit du reste pour montrer combien les auteurs dont nous avons analysé les travaux dans la *Bibliographie*, p. 246 et suivantes, se sont trompés en affirmant que le fuseau était repris et incorporé par les noyaux nouveaux.

XV. Les « Nebenkern » des auteurs ne subissent pas de modification notable, mais ils peuvent changer de place pendant la division.

Les FIG. **246** *f'* et *h*, **247** à **252**, en *c*, montrent que ces corps restent, durant toutes les phases de la caryocinèse, tels qu'ils étaient auparavant.

(1) Nous regrettons d'avoir omis de faire graver cette figure de la scolopendre.

C'est donc bien à tort que certains observateurs, comme NUSSBAUM (1), ont avancé que ces corps se fusionnaient et disparaissaient pendant la division. Il suffit de faire mouvoir les cellules dans la préparation, pour les apercevoir distinctement à toutes les phases du phénomène.

En parlant du *Crangon cataphractus*, nous avons dit que les « *Nebenkern* » se mouvaient pour venir se placer dans une position symétrique aux deux pôles. Ce fait ne pourrait être généralisé. En effet, chez les *Astacus* et d'autres crustacés, ils occupent une position quelconque dans la cellule, à n'importe quelle étape de la division; nous ne les avons jamais vus se porter près des asters, comme chez le *Crangon*.

§ IV. Application des résultats précédents à la caryocinèse des protistes.

En commençant ce mémoire nous avons annoncé que *la caryocinèse des arthropodes était de nature à jeter un grand jour sur celle des protistes.*

En effet, la ressemblance entre la plupart des figures caryocinétiques de ces deux groupes est frappante. Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un coup d'œil comparatif sur nos planches et sur celles de BÜTSCHLI (2), de R. HERTWIG (3), de GRÜBER (4), ou de parcourir la description donnée par BALBIANI (5) de la division des infusoires. Mettons quelques-unes de nos figures en regard de celles de ces savants.

1° Chez les infusoires le noyau se divise généralement par simple étranglement : nous en dirons un mot plus loin, mais le nucléole présente des figures caryocinétiques. BÜTSCHLI reproduit un assez grand nombre de ces figures. La plupart de nucléoles de sa PL. VII montrent les éléments chromatiques, ou les anses nucléiniennes, en disposition parallèle, et couchés sur les filaments du fuseau; ils sont la copie fidèle des noyaux des arthropodes au début de la caryocinèse, lorsque la scission parallèle s'y fait jour, par exemple de ceux de nos FIG. **84**, **116**, **136** et **137**, **195**a, **203**, **222**, **261**. Les FIG. 3, 29, 30 de sa PL. X, les FIG. 5 et 6 de sa PL. XII, enfin les deux capsules de la FIG. 2 de sa PL. XIII représentent le stade qui précède la couronne équatoriale : elles correspondent en effet exactement à nos FIG. **91**, **117**, **138**, **145**, **172**, **195**b, **224**, **262**, et non à la couronne équatoriale elle-même (6). La couronne proprement dite ne nous paraît indiquée que

---

(1) NUSSBAUM : Archiv f. mik. Anat., 1884, t. XXIII, p. 155.

(2) BÜTSCHLI : *Studien üb. d. Entw.* etc., op. c. plus haut, p. 245.

(3) R. HERTWIG : *Die Kernth. b. Actinosphærium Eichhorni*, Jena, 1884.

(4) GRÜBER : *Ueber Kerntheilungsvorgänge b. einig. Protozoen*; Zeits. f. wiss. Zool , 1883, t. XXXVIII, PL. XIX.

(5) BALBIANI : Journ. de Microgr. Pellet., t. V et VI.

(6) Voir plus haut, p. 268.

dans une seule figure de Bütschli, la fig. 24 de sa Pl. X; c'est la seule en effet qui puisse être comparée aux véritables couronnes à bâtonnets droits des arthropodes, reproduites dans un si grand nombre de nos figures, en particulier dans les fig. 100, 205*b*, 239, 246*x*, 248*a*, etc. Le retour des éléments chromatiques vers les pôles est spécialement marqué dans les fig. 7, 8, 11 de la Pl. XII de Bütschli, et les couronnes polaires dans les fig. 2, 4, 8 de la Pl. VIII, et la fig. 16 de la Pl. XV. Toutes ces figures coïncident avec les figures correspondantes des arthropodes, principalement, semble-t-il, avec celles des arachnides, fig. 192 à 194, 200 à 202. Les couronnes polaires sont réunies par un faisceau puissant de filaments; en outre leurs rayons chromatiques sont parallèlles et indépendants comme dans les cellules testiculaires(1). La capsule en division de la fig. 4 montre clairement que ce parallélisme et cette indépendance se maintiennent jusqu'à la séparation des nouveaux noyaux. C'est à cette disposition, selon nous, qu'il faut attribuer la striation longitudinale des nucléoles et des capsules qui sont au repos, ou du moins qui ne sont pas *in actu divisionis*, elle est en effet produite par les anses du boyau nucléinien, parallèlement orientées suivant l'axe organique du nucléole, ainsi que cela se voit chez les arachnides fig. 165 et 166, et chez plusieurs crustacés fig. 251 à 253. Cette orientation est assez marquée chez les infusoires pour qu'il soit difficile de distinguer, parmi les nombreuses figures de Bütschli, celles qui représentent la première étape de la caryocinèse, l'étape précédant le retrait des anses vers l'équateur, de celles qui représentent des nucléoles à l'état quiescent.

2° Grüber et R. Hertwig ont parlé de la caryocinèse d'un héliozoaire multinucléé, l'*Actinosphærium Eichhorni*. Pour ces deux observateurs le noyau au repos renferme un ou plusieurs nucléoles plongés dans un plasma hyalin limité par une membrane; en outre Hertwig y admet comme probable l'existence d'un réseau achromatique. Pour nous, comme pour Hertwig, ces nucléoles sont des nucléoles chromatiques ou nucléiniens. Nous n'avons eu que deux fois l'occasion d'examiner un exemplaire d'*Actinosphœrium*, et nous n'y avons rencontré que les noyaux représentés par Hertwig dans les fig. 16 et 17, 1 et 2 de sa Pl. I. Un examen attentif nous a montré que l'aspect des fig. 16 et 17 est dû à l'existence d'un boyau continu et pelotonné à une certaine distance de la membrane; la coupe optique de ce peloton reproduirait exactement les figures de Hertwig. Dans les fig. 1 et 2 le peloton s'est resserré, et ses anses se sont en apparence fusionnées; mais il est probable qu'elles conservent leur indépendance, p. 204.

(1) Plus haut, p. 337.

Quant au nucléoles multiples qui se voient sur plusieurs autres figures de Hertwig, nous croyons qu'ils se forment à la façon des nucléoles de certains œufs, et des nucléoles de la panorpe fig. **82**, p. 203. La description et les figures de Hertwig parlent dans ce sens. En effet, les corps particuliers que Hertwig appelle « *Paranuclein* », et qui relient les nucléoles dans ses fig. 12 à 15, ces corps, disons-nous, pourraient bien n'être que des tronçons vides du boyau nucléinien primitif, d'où la nucléine a émigré pour se porter à certains endroits, et y constituer autant de nucléoles apparemment distincts, p. 199 et 203.

Quoi qu'il en soit, ces noyaux se divisent. Nous avons vu p. 247, comment Hertwig interprète les phénomènes de leur caryocinèse. On pourrait peut-être les expliquer un peu différemment, en les rapprochant de ceux que nous avons décrits chez la panorpe, p. 283 et suivantes. Le nucléole, au lieu de se résoudre en granules chromatiques, ne ferait que dérouler son boyau. Les lobes déchiquetés qui s'aperçoivent sur les fig. 18 à 20 de Hertwig semblent indiquer qu'il en est ainsi. Ils sont dûs aux anses et aux boucles du boyau, qui se développent comme dans notre fig. **82**, p. 283. Alors le boyau s'allonge et s'amincit en se répandant dans tout le noyau, à la façon de ce qui a lieu dans notre fig. **83**. Hertwig n'a pas remarqué cette forme pelotonnée. Cela provient, selon nous, des réactifs qu'il a employés. Au lieu de se servir de la safranine et du carmin, — ces réactifs colorent en effet tous les éléments nucléaires, et ne font ressortir que les renflements du boyau sous la forme de granules séparés —, s'il avait usé du vert de méthyle (1) qui ne s'attache qu'à la nucléine sur les objets frais, il l'eût sans doute reconnue. Les anses du filament se parallélisent ensuite, et se coupent comme dans notre fig. **84**; cette étape est marquée dans les fig. 2 et 3, Pl. II de Hertwig. Enfin les tronçons parallèles se raccourcissent en s'épaississant d'abord à l'équateur fig. 24, pour s'uniformiser ensuite fig. 25, et former la couronne ou la plaque équatoriale de la fig. 5. Cette figure est, avec la fig. 24 Pl. I, la seule qui marque la couronne véritable dans le travail de Hertwig; les bâtonnets courts et trapus en sont légèrement courbés en dedans. Nos planches portent plusieurs couronnes semblables. D'après nous, ce ne sont donc pas les granules isolés de chromatine qui s'accumulent à l'équateur sous la forme d'une bande, très étroite d'abord, mais dont la hauteur augmente progressivement jusqu'à la constitution définitive de la plaque équatoriale fig. 25, Pl. I et II, c'est le filament nucléinien lui-même qui se raccourcit de plus en plus jusqu'à former la bande étroite. Les étapes de Hertwig doivent donc être renversées; les

---

(1) Déjà recommandé par Balbiani pour l'étude des protistes, Pellet., Journ. de Microg. t. VI, p. 157.

FIG. 25, PL. I et II doivent être placées avant la FIG. 24 de la PL. I et avant les FIG. 4 et 5 de la PL. II, car c'est la bande la plus étroite de bâtonnets qui représente la couronne équatoriale. La marche réelle du phénomène a été indiquée maintes fois dans notre travail, particulièrement p. 271, FIG. **135** à **140**, **60** à **64**.

HERTWIG admet ensuite la division transversale des bâtonnets de sa plaque; celle-ci, dit-il, en porte des indices dans les FIG. 6 et 25 de sa PL. II. Nous sommes loin de nier la possibilité, ni même l'existence de ce mode de division chez l'*Actinosphærium*. Mais s'il est vrai, comme nous le pensons, que cette plaque représente une phase antérieure à la couronne, et que ses bâtonnets doivent encore se contracter et se raccourcir, il ne peut déjà y être question de division. En réalité les indices de la FIG. 25 sont des portions du bâtonnet, moins riches en nucléine. Quant à ceux de la FIG. 6, on pourrait au contraire les interpréter dans le sens d'une division longitudinale. Les bâtonnets y sont plus minces que dans la FIG. 5. Ensuite en admettant que les bâtonnets trapus de cette dernière figure se divisent longitudinalement, et que leurs moitiés glissent l'une sur l'autre dans deux directions opposées, il arrivera un moment où ces moitiés seront placées bout à bout, ou à peu près, et c'est cette superposition qui produit l'espèce de ligne transversale irrégulière qu'on voit au milieu de la prétendue plaque équatoriale de la FIG. 6. Le 8e bâtonnet à partir de gauche, dans la FIG. 5 de HERTWIG, semble d'ailleurs être en voie de division longitudinale.

Quant à la fusion des bâtonnets à leur arrivée aux pôles en une masse solide et compacte, elle n'est pas réelle; elle provient de l'action des réactifs. Nous avons assez insisté sur cette prétendue fusion en parlant des couronnes polaires des arthropodes pour ne plus nous en occuper. Du reste les FIG. 10 à 12, 16 et 22, PL. II de HERTWIG indiquent que les couronnes doivent être d'une grande régularité; les bâtonnets y sont en effet disposés côte à côte, en formant une sorte de turban dont le centre est vide d'éléments, et par conséquent hyalin. C'est cet espace qui constitue la vacuole centrale dont parle HERTWIG, et qu'il dit persister au milieu du nucléole pendant un certain temps après sa reformation. Nous savons qu'il correspond au pôle organique du noyau FIG. **251** à **253**, d'où les anses rayonnent sur les vues polaires, et qu'il se maintient aussi lontemps que persiste la disposition première des anses nucléiniennes. Ainsi selon nous, le nucléole de récente formation, loin d'être constitué par une masse amorphe comme le voudrait HERTWIG, est formé d'un boyau continu, dont les anses se détendront à mesure de l'accroissement du noyau, pour former la masse pelotonnée des FIG. 16 et 17 de sa PL. I, figures qui ont servi de point de départ à cette discussion.

GRÜBER a reproduit dans sa FIG. 4 une série de noyaux, marquant les diverses étapes de la caryocinèse. D'après lui, tous les phénomènes de la première phase se résumeraient en ceci : les nombreux nucléoles viendraient se disposer sur deux lignes parallèles à l'équateur *a*, *b*, *c*; puis chacune de ces rangées se retirerait vers les pôles *d*, *e*, *f*, *g*, *h*, *i*. HERTWIG critique avec raison cette manière de voir. Nous croyons également que les noyaux *a*, *b*, *c*, ne sont pas en division; les autres noyaux de la série marquent, comme les figures correspondantes de HERTWIG, les diverses étapes de la seconde phase de la division. Cependant GRÜBER nous permettra une observation; elle concerne le noyau *i*, le dernier de sa série. A ses yeux, la lame centrale colorée qu'il porte est une couronne polaire, non encore défaite, dans un noyau nouveau et déjà séparé de son congénère. Nous croyons plutôt que c'est un noyau ancien en pleine division, parvenu à l'étape de la couronne équatoriale; il correspond exactement à la FIG. 5, PL. II de HERTWIG. Les dimensions mêmes de ce noyau, et l'aspect de son fuseau qui est divisé en deux moitiés égales par la plaque *i*, suffiraient pour prouver la justesse de cette interprétation. Dans la série de GRÜBER, la figure *i* doit être placée avant la figure *d*.

3° On rencontre chez d'autres protistes des figures analogues aux précédentes.

Ainsi nous avons observé, chez l'*Opalina ranarum*, plusieurs couronnes équatoriales à bâtonnets droits et les diverses figures subséquentes; le retour des éléments vers les pôles est indiqué dans notre FIG. 6 *a* PL. I. Le fuseau y est d'ailleurs bien constitué. Plus heureux que BERTHOLD (1), nous avons rencontré deux belles couronnes équatoriales dans une siphonée, le *Codium bursaria*, mais le fuseau nous y a paru beaucoup moins distinct que chez l'opaline. Ces exemples suffisent.

Des faits et des rapprochements qui précèdent nous pouvons tirer cette conclusion, que la caryocinèse des protistes les mieux étudiés coïncide avec la caryocinèse des arthropodes, lorsque celle-ci s'exécute suivant le mode parallèle. L'avenir nous dira si le second mode, celui à bâtonnets éparpillés, existe également dans ce monde inférieur, comme il y a lieu de le penser.

La caryocinèse des protistes susmentionnés présente cependant une particularité : elle n'est point totale. En effet, la membrane nucléaire persiste pendant tous les stades de la division, et les noyaux nouveaux se

(1) BERTHOLD : Mitth. a. d. zool. Stat. z. Neapel, 1880, t. II, Heft I, p. 72. — D'après BERTHOLD, l'étranglement du noyau présenterait chez les *Codium* une particularité digne d'attention : le col, ou la partie moyenne de l'étranglement, se briserait près des deux nouveaux noyaux, et disparaîtrait dans le cytoplasme, à l'instar de ce qui a lieu pendant la caryocinèse totale. Nous ne sommes pas parvenu à constater ce détail; nous n'avons rencontré que des étranglements ordinaires dans le *Codium bursaria*.

forment par étranglement de l'ancien. Hertwig, Grüber, Balbiani, Bütschli sont unanimes à le reconnaître. Hertwig, il est vrai, affirme n'avoir pu constater par l'observation l'existence de la membrane chez l'*Actinophœrium*, mais il admet (p. 26) qu'elle persiste, et il l'indique en effet dans toutes ses figures. Du reste la fig. 4 de Grüber ne laisse aucun doute à cet égard. Les noyaux qu'il a représentés sont altérés, ainsi que Hertwig l'a fait justement observer, mais c'est précisément parce que la membrane s'est soulevée sous l'influence des réactifs, qu'elle est devenue plus distincte, et que l'on peut constater sûrement qu'elle existe encore pendant la phase des couronnes polaires. Quant à Bütschli, ses Pl. VII et VIII montrent à l'évidence que la membrane du nucléole des infusoires se maintient intégralement jusqu'à la fin de la division. La membrane est également d'une grande netteté chez l'opaline, fig. 6*a* et *b*. En employant les dissolvants de la nucléine, il est aisé de se convaincre de sa présence, au moment de l'étranglement du noyau, chez les *Codium*, bien que Berthold n'ait pu constater son existence par l'observation directe.

Nous nous garderons bien d'ailleurs d'affirmer que la caryocinèse totale ne se rencontre pas chez les protistes. Ce serait là un fait des plus étranges. La fig. 6 du travail récent de Strasburger (1) sur un protiste végétal, le *Trichia fallax*, semble indiquer que la caryocinèse des noyaux de ce myxomycète est complète, et que la majeure partie du fuseau reste dans le cytoplasme. Mais les faits de ce genre ne sont pas de nature à infirmer ceux que nous venons de mentionner, et l'on doit admettre que la membrane nucléaire persiste pendant la division chez la plupart des protistes étudiés jusqu'à ce jour.

Un fait remarquable, c'est que l'on trouve des exemples de caryocinèse incomplète dans les cellules testiculaires des arthropodes; tels sont ceux qui sont représentés dans nos fig. **244** *a* à *f* et **246** *x* et *y*. Nous aurons à revenir sur ce fait intéressant lorsque nous parlerons des rapports qui existent entre les deux modes de division.

§ V. Explication des phénomènes caryocinétiques.

Nous sommes loin de posséder les connaissances nécessaires à l'établissement d'une théorie satisfaisante de la caryocinèse ; il importe néanmoins de recueillir toutes les données qui sont de nature à jeter du jour sur un phénomène aussi obscur que compliqué.

---

(1) Strasburger : Bot. Zeit. 1884. p. 305, Pl. III, fig. 6. Il est à regretter que les fignres de ce travail soient si indistinctes; la scission en bâtonnets épars y est peut-être indiquée.

1° *Le cytoplasme ne peut être la cause efficiente et immédiate des mouvements caryocinétiques.*

En effet ces mouvements peuvent se succéder et se dérouler d'une manière normale à l'intérieur des noyaux qui ont conservé l'intégrité de leur membrane, et sur lesquels par conséquent le protoplasme n'a pu avoir d'action directe, FIG. 244 *a*, *b*, *c*, *d*, *f*, FIG. 246 *x* et *y*, FIG. 218. Il est probable que les exemples de ce genre se multiplieront avec l'observation. N'oublions pas d'ailleurs que toutes les phases de la caryocinèse se succèdent dans les mêmes conditions chez beaucoup de protistes, FIG. 6*a*, PL. I; nous venons de voir en effet que chez ces êtres la membrane nucléaire, loin d'entrer en résolution, se retrouve dans les noyaux nouveaux. On ne peut donc affirmer avec certains auteurs que ce soit l'irruption du cytoplasme dans le noyau, lors de la disparition de la membrane, qui refoule les bâtonnets à l'équateur, ni avec d'autres que ce soit les rayons partis des centres d'attraction, ou des asters, qui tirent les éléments de l'équateur vers les pôles, puisque tous ces phénomènes se font régulièrement dans des noyaux intacts. C'est dans le noyau lui-même qu'il faut chercher avant tout la cause immédiate et principale de tous les mouvements qui s'y passent durant la division. L'influence du cytoplasme est d'ordre secondaire. Lorsque la membrane persiste, elle est purement osmotique; dans le cas contraire elle ne change guère de caractère, bien que les échanges soient devenus plus faciles. Car nous le savons, l'enchylème seul peut pénétrer dans le noyau, le réticulum et les rayons des asters demeurent indépendants du fuseau FIG. 245*g* et *g'*, p. 340 à 346; aussi, jamais nous n'avons aperçu dans les cellules testiculaires la moindre trace de filaments remorqueurs, ayant pour but d'entraîner vers les pôles les bâtonnets de la couronne.

2° *Au début de la caryocinèse, l'eau pénètre abondamment dans la cellule.*

En examinant les cellules testiculaires en voie de division, encore vivantes et maintenues dans le liquide qui leur sert de milieu naturel, l'observateur est souvent frappé par leur aspect vacuoleux, PL. IV, qui contraste avec l'aspect uniformément granuleux qu'elles possèdent généralement à l'état de repos. La présence de ces vacuoles indique que le liquide extérieur fait irruption dans la cellule qu'il distend et dont il force le volume. Ces enclaves aqueuses se rencontrent dans tous les groupes d'arthropodes. Elles paraissent s'accentuer ou se multiplier à mesure que l'on approche du moment de la formation des spermatozoïdes; elles sont en effet plus rares, et font même souvent défaut, dans les métrocytes jeunes et volumineuses.

On conçoit du reste que les plus grandes variations doivent exister sous ce rapport, et rien ne s'oppose à admettre que les cellules dépourvues de vacuoles absorbent néanmoins plus d'eau qu'auparavant. La quantité de liquide pourrait d'ailleurs varier dans une large mesure, sans cesser d'exercer une action sensible sur la cellule, soit par la turgescence, soit par les principes chimiques qui y sont tenus en dissolution.

En effet, le liquide qui baigne les cellules testiculaires n'est pas de l'eau pure, c'est un plasma complexe renfermant, comme les autres plasmas, des albuminoïdes, des produits de désassimilation variés, des sels alcalins et autres, etc.. Une absorption plus abondante de ces corps à un moment donné, doit produire des changements dans la cellule. On peut donc se demander si ce n'est pas en partie à leur présence qu'il faut attribuer les phénomènes chimiques qui se manifestent invariablement au début de la caryocinèse : la différence d'action des réactifs durcissants et colorants sur les cellules quiescentes et sur celles qui entrent en division en fournit la preuve. D'un autre côté nous savons par l'expérience que des traces d'alcalis, ou de minimes quantités de sels alcalins, gonflent la nucléine, dissolvent les albuminoïdes typiques, ramollissent et gonflent la plastine. Or, toutes ces modifications se constatent pendant la division. Le boyau nucléinien se gonfle et s'épaissit notablement durant la forme pelotonnée, le réticulum s'accentue, le cytoplasme et le noyau deviennent plus homogènes et plus transparents par la fusion ou l'atténuation de leurs granules enchylémateux. Ces divers phénomènes, s'expliqueraient déjà par l'action des corps alcalins de la cellule. Cependant nous croyons qu'il faut tenir compte également de l'action chimique que le boyau lui-même paraît exercer dans son voisinage, à l'aide d'un ferment qu'il dégage, et qui pourrait se déverser dans le cytoplasme avec plus d'abondance au moment de la division. Nous avons vu en effet que sous son influence les granules, soit du caryoplasma, soit du cytoplasma, se liquéfient à une certaine distance, surtout aux premiers stades de la division et pendant la reconstitution des nouveaux noyaux. C'est à cette double cause qu'il convient, selon nous, de rattacher l'homogénéité si grande du noyau, et même du protoplasme, au début de la division, ainsi que le ramollissement du stroma plastinien. Le boyau gonflé peut alors se détendre sans grand obstacle, dérouler ses anses et les amener au parallélisme s'il y a lieu, en un mot produire la forme pelotonnée.

Pour compléter cet aperçu, il nous resterait à signaler la cause de cet apport d'eau dans la cellule qui entre en division. Cette cause est difficile à préciser. Les travaux de De Vries sur la plasmolyse nous font cependant

entrevoir la raison générale de ce phénomène. Pour absorber le liquide extérieur, il faut que la cellule renferme des corps avides d'eau, tels que les sels (formiate, acétate, etc.,) de potassium, les acides, les sels organiques, etc., capables de lutter avec avantage contre les corps semblables, qui sont contenus dans le plasma où baignent les cellules, et qui tendent à soutirer l'eau de ces dernières. Or, on conçoit qu'il se forme, par le jeu des actions chimiques, une plus grande quantité de ces composés à un moment donné. Mais on conçoit également que, sous l'influence de l'élaboration et de la désassimilation, ces mêmes principes s'accumulent peu à peu dans les cellules et finissent par s'y trouver en quantité suffisante pour appeler le liquide extérieur en abondance, et déterminer ainsi leur activité chimique et peut-être leur entrée en division. Cette manière d'envisager les phénomènes n'a rien de choquant; elle rend même compte de diverses particularités qui s'observent généralement dans la division des jeunes cellules. Ainsi, pendant la segmentation de certains œufs ou des cellules apicales chez les végétaux, les cellules des premières générations entrent en division simultanément, tandis que celles des générations suivantes ne présentent plus la même régularité. On constate les mêmes phénomènes dans les colonies testiculaires. Au début, les cellules encore peu nombreuses se divisent en même temps avec une régularité qui a déjà frappé Bütschli, mais plus tard, lorsque les cystes deviennent volumineux, cette régularité s'altère; certaines cellules sont parfois segmentées que les autres ne donnent encore aucun signe de caryocinèse. Cela se conçoit. Plus les nouvelles cellules s'éloignent de leur souche primitive, plus leur activité individuelle est soumise à l'influence répétée des causes extérieures, capables de la modifier, plus par conséquent les produits de cette activité seront sujets à varier de l'une à l'autre, et, s'il est vrai que l'entrée en division est fonction de ces produits, elle devra varier dans la même proportion qu'eux. On pourrait étendre ces considérations en les appliquant aux cas les plus divers, mais nous devons nous borner à cet aperçu général; il suffit pour faire comprendre notre pensée.

3° *Le liquide introduit par osmose dans la cellule et dans le noyau augmente leur turgescence; celle-ci force leur volume, et détermine leur allongement.*

L'aspect général des cellules en division indique qu'elles sont dans un état de réplétion turgide. Mais dans certains cas, chez les coléoptères, les panorpes, etc., on constate aisément qu'elles sont distendues outre mesure, à tel point que le protoplasme ne peut plus les remplir comme il le faisait à l'état de repos.

Si la résistance à la distention est égale dans tous les sens, le noyau et la cellule conservent leur forme primitive, tout en augmentant de volume; sinon, ils doivent s'allonger dans le sens de la moindre résistance. De fait un pareil allongement se produit régulièrement dans le noyau, et souvent aussi dans la cellule.

Lorsque, grâce à l'orientation des circonvolutions, on peut distinguer les pôles organiques du noyau, on constate que son extension a lieu suivant la ligne qui joint ces pôles, c'est-à-dire suivant son axe organique, alors même que ce dernier coïncide avec le petit axe de figure. Or, l'orientation des anses nucléiniennes accuse une orientation semblable dans le stroma plastinien où elles sont plongées. Dans ces conditions on peut admettre que la turgescence a plus d'effet utile dans le sens des trabécules longitudinales, car une partie de l'action qu'elle exerce dans la direction opposée, est annihilée par la résistance des trabécules qui courent en divers sens, et par la résistance des trabécules longitudinales elles-mêmes. De ce chef, le noyau doit donc s'allonger suivant son axe organique. On pourrait admettre aussi que la membrane nucléaire offre moins de résistance aux deux pôles; en effet, nous avons vu que c'est là, dans certains cas, qu'elle entre d'abord en résolution. Mais ce fait ne peut se constater par l'observation, la membrane du noyau paraissant aussi épaisse, parfois même plus épaisse aux pôles qu'ailleurs. Nous préfèrerions admettre que, dès le début de la division, l'enchylème nucléaire chargé de ferments se porte aux deux pôles et y ramollit la membrane. Hertwig a constaté chez la *Spirochona gemmipara* le transport de la substance du nucléole plasmatique aux deux extrémités suivant lesquelles le noyau va s'allonger. Nous avons nous-même remarqué à plusieurs reprises que la portion apicale des grands noyaux des panorpes et des lithobies prend à ce moment un aspect brillant; il semble qu'il s'y fait une accumulation de substances homogènes et réfringentes, qui cheminent dans le sens des anses du noyau. Pour cette raison encore le noyau doit s'allonger suivant son axe, si l'on admet, chose bien naturelle, que ces substances contiennent des ferments qui hydratent et ramollissent la membrane nucléaire; car, dans ces conditions, celle-ci doit céder davantage aux deux pôles sous l'influence de la poussée intérieure.

La pression aqueuse se fait également sentir sur le cytoplasme. L'eau d'irruption y forme, nous l'avons vu, de grandes vacuoles qui peuvent se réunir au centre de la cellule, en repoussant le protoplasme sur les bords et surtout aux extrémités. Ces phénomènes sont identiques à ceux qui se passent dans les cellules végétales à l'époque de leur grand accroissement; on sait que l'eau y creuse la cellule, coupe les cordons interposés aux

vacuoles et refoule le protoplasme contre la membrane sous la forme d'un mince sac périphérique. En même temps le liquide distend la cellule et en détermine l'allongement. Or beaucoup de cellules testiculaires subissent un allongement semblable pendant la division, au moment où le fuseau se développe.

En général la direction de cet allongement coïncide avec l'axe organique. On pourrait apporter deux raisons pour expliquer cette coïncidence. D'abord on peut admettre que les ferments accumulés aux pôles du noyau se répandent dans le cytoplasme environnant par osmose, ou librement après la résolution de la membrane, et que leur action se fait bientôt sentir sur la membrane cellulaire aux points les plus rapprochés, et qui sont situés sur le prolongement de l'axe organique du noyau. Dans ces conditions, la cellule doit changer de forme sous l'influence de la pression interne et s'allonger dans le même sens que le fuseau. Ensuite l'extension elle-même du fuseau, surtout lorsqu'elle est considérable comme dans beaucoup de cellules testiculaires, ne peut rester étrangère à ces modifications morphologiques. En s'allongeant le fuseau doit exercer une pression sur le protoplasme polaire, et forcer la cellule à céder devant lui, afin qu'il puisse s'épandre librement. Il existe des faits qui militent en faveur de cette intervention mécanique du noyau. Dans les cellules volumineuses, telles que les premières métrocytes des myriapodes par exemple, au sein desquelles le fuseau peut se développer sans obstacle, l'allongement est insensible ou nul. En comparant les éléments d'une préparation, ou ceux d'un même cyste, on arrive à cette conclusion, que l'allongement cellulaire est pour ainsi dire réglé par les dimensions du fuseau. En général l'extension de la cellule se marque surtout à la phase des couronnes polaires, c'est-a-dire qu'elle coïncide avec la période du plus grand allongement du fuseau. Ce fait est surtout frappant dans les cellules qui ont un certain volume; on peut s'en assurer en comparant les FIG. 84 et 85 avec les FIG. 86 à 88. Enfin dans une foule de circonstances on remarque que le fuseau, d'abord rectiligne, se recourbe en S à l'intérieur de la cellule PL. IV, etc. Ce phénomène singulier, et qui est si commun chez les arthropodes, prouve notre thèse. Car, du moment que la pression exercée par le fuseau est contrebalancée par la résistance que la membrane cellulaire présente à l'extension, il ne peut plus s'allonger en ligne droite, comme il l'avait fait jusque là; il doit nécessairement se recourber et se replier sur lui-même à l'intérieur de la cellule.

En résumé, pendant la division, l'allongement de la cellule et l'expansion du fuseau se font dans la même direction, et l'on peut rendre compte de ce parallélisme.

Cependant cette direction n'est pas toujours fixe par rapport à l'axe organique. Rappelons-nous les FIG. **39** à **44** des acridiens. Jusqu'à l'étape de la couronne équatoriale FIG. **39**, l'allongement se fait d'une manière normale, mais à partir de ce moment il s'exécute dans un sens diamétralement opposé. Selon nous, c'est à un changement subit dans la direction de la pression la plus efficace qu'il faut recourir pour expliquer cette singularité. En effet si la direction de la moindre résistance, après avoir coïncidé comme d'habitude avec l'axe organique, change tout à coup et se reporte dans le sens opposé, la pression intérieure agit immédiatement dans ce sens avec plus d'effet. La cellule et le fuseau s'allongent alors perpendiculairement à l'axe organique, et le fuseau lui-même est ouvert en deux moitiés qui entraînent avec elles les bâtonnets de la couronne FIG. **40** à **43**.

4° *La formation du fuseau est due surtout à l'étirement de la portion plasmatique du noyau sous l'influence de la turgescence.*

En 1877, AUERBACH (1) appelait déjà l'attention sur les effets que l'étirement doit produire sur une masse plastique et visqueuse; il doit, disait-il, y déterminer l'apparition de filaments parallèles, analogues à ceux du fuseau.

Ce rapprochement nous paraît justifié. Il l'est d'autant plus que le plasma nucléaire n'est pas une masse amorphe, mais qu'il renferme un stroma plastinien figuré. Nous avons vû en effet que dans bien des cas le noyau est parcouru par des filaments plus ou moins nombreux et plus ou moins visibles (2), qui serpentent entre les anses du boyau ou entre les tronçons nucléiniens pendant la forme pelotonnée. Qu'on se rappelle les FIG. **17** à **20**, **34**, **51**, **67**, **82** et **83**, **104**, **158**, **210** et **213** *a*, et surtout les FIG. **300** à **304** de la scolopendre, dont les noyaux sont si remarquables par leur richesse en filaments plastiniens. Des filaments semblables ont été aperçus par plusieurs observateurs sur d'autres objets, et dernièrement encore BELLONCI (3) en a figuré de bien marqués dans l'œuf de l'axolotl, à l'issue de la forme pelotonnée, c'est-à-dire au stade de la FIG. **302** de la scolopendre (4).

Au moment où le noyau s'allonge ces filaments, étirés avec la masse nucléaire dans deux directions polaires opposées, tendent à se modifier et à

(1) AUERBACH : Amtlicher Bericht, 1877.

(2) On peut admettre que le stroma plastinien ramolli est surtout invisible, parce qu'il a le même indice de réfraction que le plasma dans lequel il est plongé Peut-être forme-t-il parfois une masse plus ou moins homogène avec ce dernier ; ce fait ne changerait rien à nos déductions.

(3) BELLONCI : *La Caryocinèse dans la segm. de l'œuf de l'axolotl.* Archives ital., t. VI, p. 52, FIG. 3.

(4) HEUSER : Bot. Centralblatt, 1884, n°s 1 et sqq., a signalé l'existence de semblables filaments chez les végétaux, mais il les considère comme des cols étirés du boyau. Nous ne pouvons admettre cette interprétation en ce qui concerne les arthropodes ; il ne peut être question de filaments ayant cette origine dans la plupart de nos figures, spécialement dans nos FIG. 82, 213 *a* et 300 à 304. Dans la FIG. 301 les cols dont parle HEUSER existent à côté de notre élément plastinien, et en sont tout-à-fait distincts.

prendre une direction longitudinale et parallèle au sens de la traction. Ainsi naissent les premiers rudiments du fuseau, qui s'achèvera bientôt à mesure de l'extension du noyau.

Nous avons eu souvent l'occasion de faire, pour ainsi dire, la vérification expérimentale de ce mode de formation. Nous n'exagérons pas en affirmant que nous avons, à plus de cent reprises différentes et dans divers tissus des arthropodes, rencontré sur des préparations dissociées les FIG. *C* et *D* de la PL. V. Ces figures représentent des noyaux actionnés par l'aiguille et étirés à leurs extrémités. On y aperçoit un faisceau de filaments parallèles, et d'autant plus marqués qu'ils se rapprochent davantage du point d'application de l'aiguille. Ces noyaux se distingueraient à peine des noyaux en division, parvenus au stade de la formation du fuseau : des noyaux représentés dans les FIG. **21**, **22** et **34** par exemple. On voit également sur ces derniers que les filaments sont surtout accentués aux pôles, c'est-à-dire à l'endroit où l'étirement se fait d'abord sentir. Ces faits nous paraissent probants.

5° *Les asters et les corpuscules polaires se forment sous l'influence du noyau.*

Nous avons vu, p. 347 et suivantes, que les asters et les corpuscules polaires sont de simples modifications du cytoplasme, les premiers du réticulum, les seconds de l'enchylème. Recherchons maintenant *les causes* de ces modifications.

Il est possible que les sels alcalins, etc., absorbés au début de la division, agissent sur le réticulum cytoplasmatique pour le tuméfier. On pourrait admettre également que l'activité chimique qui règne alors dans la cellule dégage des composés, ferments ou autres, qui ramollissent et gonflent les trabécules plastiniennes. Mais des corps ayant cette origine devraient être uniformément répandus dans le cytoplasme; on ne voit pas pourquoi ils agiraient tout d'abord près des pôles du noyau. Cette uniformité même dans le lieu d'apparition des asters et des corpuscules polaires indique suffisamment que l'impulsion est donnée au cytoplasme par le noyau. Cette déduction est d'autant plus admissible que les pôles organiques du noyau paraissent être soumis de bonne heure, nous venons de le dire, à l'action d'un ferment qui les imbibe, et y facilite ainsi les échanges osmotiques. Pourquoi ce ferment lui-même ne s'échapperait-il pas pour se répandre dans le cytoplasme et y faire sentir son action? Cette hypothèse rendrait compte à la fois de la position constante des asters, et de leur formation rayonnante et progressive à partir des pôles; c'est aux pôles en effet que le

ferment se déverse au début. Elle expliquerait également la variabilité si grande qui se remarque dans le développement des asters. Sans doute, toutes choses égales d'ailleurs, la puissance de ces derniers est fonction de la puissance du réticulum plastinien dont ils ne sont qu'une modification, mais on doit admettre aussi que plus l'action du ferment supposé sera énergique, plus les trabécules seront gonflées, — et peut-être fortifiées par l'adjonction de nouvelle plastine (1), — au sein du cytoplasme. En outre plus ce ferment sera abondant, plus il pourra se répandre au loin et augmenter l'étendue des asters. On conçoit aisément que l'on doive rencontrer toutes les transitions entre l'absence totale et la présence d'asters qui embrassent le réticulum tout entier.

Nous avons dit que les rayons astériques diminuent d'épaisseur, à mesure que l'on s'éloigne des pôles. Ce détail s'expliquerait aisément par l'action de moins en moins accentuée des ferments. Cependant il faut faire la part d'un autre facteur, de l'incorporation des trabécules latérales par les rayons principaux, p. 347. Quelle que soit la manière dont cette réunion s'effectue : que les trabécules unissantes se brisent et s'accolent latéralement aux rayons, qu'elles y rentrent à la façon de pseudopodes, ainsi que cela se voit sur le réticulum vivant des noctiluques (2); elle a pour résultat immédiat et nécessaire l'épaississement proportionnel de ces rayons. Or nous savons que c'est surtout dans la région circompolaire que ces trabécules disparaissent; les rayons principaux y seront donc mieux accentués.

Les considérations qui précèdent s'appliquent également aux corpuscules polaires. Ces corps seraient le résultat de l'action des composés chimiques, échappés du noyau, sur l'enchylème polaire; leur présence, leur volume et leur nombre seraient fonction de l'intensité de cette action. On s'explique d'ailleurs aisément l'existence de ces corpuscules à des endroits divers de la cellule FIG. **246** *f*, le plasma du noyau pouvant se répandre dans toutes les directions, surtout après la disparition de la membrane.

6° *La formation des figures caryocinétiques doit être rattachée à des causes multiples.*

Nous arrivons aux divers mouvements de l'élément nucléinien pendant la cinèse. L'explication de ces mouvements est chose ardue. Mais, « lorsqu'on ne sait pas, on devine, dit GEOFFROY SAINT-HILAIRE, on cherche et l'on trouve des raisons qui appuient ou qui renversent l'hypothèse émise. »

(1) En énumérant, à la fin de ce mémoire, les avantages de la caryocinèse, nous dirons, que le ferment dont nous parlons pourrait bien avoir pour but d'augmenter la teneur du cytoplasme en plastine.

(2) *Biologie*, p. 20.

C'est à ce titre, et dans le but de susciter de nouvelles recherches, que nous nous permettons d'émettre les considérations suivantes.

a) Commençons par la *segmentation*, soit transversale, soit longitudinale du boyau.

Parfois la scission de la forme pelotonnée pourrait être rapportée exclusivement à l'action mécanique exercée sur les anses par l'allongement du noyau. Nous avons dit en effet, p. 270, etc., que les choses semblent se passer ainsi lors de la scission en tronçons parallèles. Mais il n'en est plus de même lorsque le peloton se débite en bâtonnets éparpillés. On peut constater par l'observation, FIG. **301**, que ce phénomène est dû à un étranglement transversal du boyau, se répétant à des endroits régulièrement ou diversement espacés. A part la direction, la segmentation longitudinale se fait de la même manière, PL. V, *g*. Pour expliquer ces deux sortes d'étranglements, il faut recourir à la contraction propre de l'étui plastinien; de même qu'il faut recourir à la contraction du stroma et du réticulum plasmatique pour expliquer la segmentation du noyau et de la cellule(1). Car à nos yeux les divers éléments plastiniens de la cellule sont seuls doués d'irritabilité et de contractibilité(2), parce qu'ils sont seuls structurés; tous les autres sont, ou bien des enclaves, ou bien des sortes de plasmas amorphes et inorganisés, liquides ou pâteux. Ces dernières conditions sont celles des enchylèmes et du contenu du boyau nucléinien(3); si donc celui-ci se contracte et s'étrangle, c'est à son étui qu'il le doit.

On pourrait aller plus loin et se poser cette double question. Quelle est la cause qui détermine les contractions de la forme pelotonnée? Pourquoi les étranglements se font-ils de distance en distance?

On peut croire que ce sont certains corps dégagés par l'activité chimique qui règne à ce moment dans la cellule, ou amenés du dehors, qui actionnent le boyau et mettent en jeu sa contractilité.

Ensuite nous avons déjà fait observer(4) que la paroi du boyau n'est pas uniforme, mais qu'elle porte çà et là des épaississements ou des anneaux plastiniens. Il semble aussi lorsqu'on enlève la nucléine des boyaux moniliformes, de ceux des araignées, par exemple, que les portions rétrécies ont une paroi plus épaisse. Ne pourrait-on pas admettre que la contraction est plus puissante à ces endroits, et que c'est là par conséquent que les étranglements doivent se marquer de préférence?

(1) Voir le Chapitre Second.

(2) *Biologie*, p. 196.

(3) *Biologie*, p. 231.

(4) *Biologie*, ibid.

b) Les *déplacements des bâtonnets*, aux diverses phases de la division, présentent tous les caractères d'un phénomène complexe.

Les tronçons qui résultent de la division parallèle ne font, nous l'avons vu, que se raccourcir sur le filament qui les porte jusqu'à la phase équatoriale. Ce mouvement s'explique aisément en admettant que, sous certaines influences excitantes, l'étui plastinien se contracte et se ramasse sur lui-même; le fait est que la paroi des bâtonnets équatoriaux, d'où l'on a extrait la nucléine, est épaisse et comme ridée ou plissée FIG. **57** et **58**.

Mais la contractilité de l'étui plastinien ne pourrait rendre compte des mouvements variés que doivent exécuter les bâtonnets éparpillés pour venir se ranger en cercle à la périphérie du fuseau; on ne voit pas, en effet, comment la simple contraction de leur paroi pourrait leur faire accomplir ces évolutions avec tant d'ensemble et de régularité. Il faut donc faire appel à une autre cause. Cette cause on peut d'abord la chercher dans le fuseau.

On aurait peut-être tort, en effet, de considérer le fuseau comme une masse inerte, incapable de mouvements propres. Nous avons dit qu'il constitue un tout organique, dont on peut admettre que les différentes parties sont reliées entre elles, et qui est comparable à l'ensemble plus ou moins réticulé formé par les asters; on peut donc admettre qu'il est doué des mêmes propriétés générales que ce dernier. Or il y a lieu de penser que le réticulum plastinien des cellules en pleine activité est animé d'un mouvement rythmique de contraction et de dilatation successives (1). S'il en est ainsi, on ne peut trouver étrange que cette propriété se révèle dans l'élément correspondant du noyau pendant la division, point culminant de l'activité nucléaire. C'est en effet aux mouvements rythmiques des filaments du fuseau que nous croyons devoir rapporter les mouvements de systole et de diastole, qui ont été observés dans les couronnes de la salamandre. On conçoit que de pareils mouvements puissent contribuer pour une large part aux déplacements des bâtonnets. Sans doute nous ignorons la valeur et la modalité de cette action, aux diverses phases de la division, mais on comprend que la combinaison des oscillations rythmiques des filaments avec les mouvements propres des bâtonnets eux-mêmes produisent les effets les plus variés.

Il est d'autres causes encore qui mêlent leurs effets à ceux des précédentes, ce sont l'élongation du noyau et la turgescence.

(1) Ce n'est pas ici le lieu de prouver cette thèse qui sera développée dans notre *Biologie*. Pour le moment contentons-nous de dire que les mouvements rythmiques des cellules cardiaques, des cils, des vacuoles contractiles, etc. ne sont, à nos yeux, que la manifestation plus apparente de cette propriété générale du réticulum cellulaire.

Nous avons dit p. 364 que les filaments du fuseau se marquent souvent en premier lieu aux pôles d'allongement du noyau. Les bâtonnets restent alors généralement en place; ils sont encore plus ou moins enrobés dans le stroma plastinien qui a déjà donné naissance aux filaments des extrémités. A mesure que le noyau se développe, la formation des filaments s'achève, en progressant vers le centre, aux dépens et par la réunion des éléments du stroma dans lequel les bâtonnets sont plongés. Par le fait même, ceux-ci y sont pressés et repoussés graduellement vers la zone équatoriale, où ils finissent par se trouver lorsque le fuseau est achevé. Cette cause, jointe à leurs mouvements propres, nous paraît suffisante pour expliquer l'accumulation des bâtonnets dans un même plan au milieu du fuseau.

Nous avons avancé également, p. 251, qu'il y a pendant la phase équatoriale un moment de repos, au moins apparent, dans les mouvements caryocinétiques. En effet, on remarque un arrêt dans l'allongement du fuseau. Nous partageons à cet égard l'opinion de Rabl (1) : le fuseau est stationnaire. Mais bientôt son élongation reprend, pour se continuer jusqu'au stade des couronnes polaires, et même au-delà. Or il paraît naturel d'admettre que l'expansion des filaments, une fois qu'il sont formés, se marque sur toute leur étendue. La portion médiane occupée par les bâtonnets, — qui se sont déjà divisés ou mis en mouvement par eux-mêmes, — s'allonge donc aussi; les deux groupes d'éléments qu'elle porte doivent par conséquent s'éloigner l'un de l'autre. Ainsi l'élongation du noyau pourrait contribuer, dans une certaine mesure et comme cause adjuvante, à la séparation et au retour des éléments nucléiniens vers les pôles.

La turgescence nous paraît surtout intervenir dans la formation, ou plutôt l'achèvement de la couronne équatoriale. Nous n'avons cessé de répéter que les bâtonnets et les filaments sont généralement répandus sur toute la section du fuseau, au moment où la couronne se forme; nous avons dit aussi qu'ils peuvent ensuite se porter, en totalité ou en partie, à la périphérie et y former une ceinture régulière. L'étude de ces déplacements latéraux est facile chez l'*Astacus*. Elle nous a montré que les filaments et les bâtonnets y sont passifs; ils sont en effet refoulés en masse et pêle-mêle, à partir du centre FIG. **246** *c* et *c'*, comme si l'on introduisait un corps étranger au milieu du fuseau. Ces déplacements sont donc purement mécaniques; ils sont vraisemblablement dûs à la turgescence. Grâce aux principes chimiques qui s'y trouvent, l'eau continue à affluer dans le fuseau, et y exerce une pression suffisante pour repousser vers le

---

(1) C. Rabl : *Ueb. Zelltheilung*; Morph. Jahrb. 1885, t. X.

protoplasme ses éléments plus ou moins mobiles, filaments et bâtonnets, comme elle refoule le cytoplasme dans lequel elle fait irruption contre la membrane ou aux deux extrémités de la cellule. Ces deux phénomènes présentent en effet les mêmes caractères, ou plutôt ils ne sont que l'expression d'un même phénomène. L'eau de turgescence tend toujours en effet à refouler les éléments du centre vers la périphérie; c'est là un fait d'observation.

La grandeur des effets produits sur le fuseau est d'ailleurs proportionnelle à l'intensité et à l'efficacité de la cause. Si la pression intérieure est énergique, le fuseau est ouvert largement : la couronne acquiert alors un diamètre considérable, et les bâtonnets peuvent se placer côte à côte sur son périmètre, comme cela se voit dans les FIG. **246** *d*, *d'*, *d''*. Si elle est faible, ou nulle, les couronnes subissent peu de modifications, elles restent pleines au lieu de se creuser; ce phénomène s'observe également chez l'*Astacus*. Nous avons aussi parlé de l'efficacité de la pression; il se pourrait en effet qu'elle ne puisse s'exercer librement. En se dilatant le fuseau comprime le cytoplasme, et il arrive un moment où la pression exercée en retour par ce dernier s'oppose à tout envahissement. La présence de trabécules transversales reliant les éléments de la couronne p. 321, si elles étaient puissantes, tendrait aussi à diminuer l'expansion latérale du fuseau.

On pourrait se demander encore si la turgescence ne contribue pas au retour des bâtonnets vers les pôles. Une fois que ces derniers ont abandonné la ligne équatoriale, les deux groupes qu'ils forment, si rapprochés soient-ils, doivent être en effet soumis à la pression intérieure qui tend à reporter tous les éléments mobiles vers les extrémités de la cellule et du fuseau, comme dans les FIG. **74** et **75** par exemple; parce que c'est dans ce sens que l'allongement se produit, et qu'elle est par conséquent la plus efficace.

c) Les mouvements des bâtonnets pendant la *reconstitution du boyau* nucléinien, leur sont peut-être inhérents. Ces mouvements sont lents et insensibles ils peuvent être attribués avec fondement à la contractilité de l'élui plastinien. On trouverait difficilement une cause externe capable d'amener peu à peu les extrémités des bâtonnets l'une vers l'autre, au point de se toucher et de s'unir intimement. Disons cependant que la pression en retour, exercée par le cytoplasme aux pôles du fuseau, peut faciliter ces mouvements. Elle pourrait en effet avoir pour résultat d'infléchir les bouts supérieurs et libres des bâtonnets vers le centre de la couronne, et de diriger ainsi l'un vers l'autre ceux qui se trouvent aux extrémités d'un même diamètre.

d) Quant à l'*achèvement du noyau*, nous avons dit qu'il semble être le résultat de l'action d'un ferment, émanant de l'élément nucléinien et pouvant se répandre à une distance variable. Ce ferment transformerait une partie des albuminoïdes en plastine, et contribuerait ainsi à l'élaboration du nouveau stroma nucléaire.

Il se peut aussi que ce ferment détermine, dans la zone-limite de son action, une excitation, un mouvement quelconque du réticulum, ayant pour effet d'y accentuer ou d'y multiplier les trabécules. Ainsi naitrait la membrane nucléaire. N'est-ce pas aux confins de la sphère d'action des noyaux, ou des centres des nouvelles cellules, que s'établissent les plaques nucléaire et cellulaire, par une modification semblable des filaments du fuseau ou du réticulum plasmatique? N'est ce pas là également que se marque dans le cytoplasme l'étranglement séparateur des nouvelles cellules? Dans tous les cas, la formation de la membrane du noyau est sous la dépendance de l'élément nucléinien; nous avons vu en effet, p. 351, que les sphérules ou les bâtonnets de nucléine possèdent, même à l'état quiescent, une tendance marquée à s'entourer d'une membranule qui enrobe une portion plus ou moins notable du plasma environnant, et à s'organiser de la sorte en noyau, ou en nucléole-noyau.

CHAPITRE SECOND

LA PLASMODIÉRÈSE CINÉTIQUE

La plasmodiérèse cinétique des cellules testiculaires des arthropodes offre beaucoup d'intérêt au point de vue de la biologie générale. Nous allons montrer en effet qu'elle est la copie fidèle de la plasmodiérèse acinétique (1), et qu'elle présente la plus grande analogie avec la plasmodiérèse des végétaux. Son étude est donc de nature à modifier notablement les idées qui ont généralement cours dans la science, spécialement en ce qui concerne les rapports de la division cellulaire dans les deux règnes. En effet, la plupart des savants admettent encore des différences tranchées entre la plasmodiérèse des animaux et celle des végétaux. Chez les premiers, le protoplasme se diviserait à la faveur d'un étranglement équatorial, sans le concours d'une plaque cellulaire; chez les seconds, il se diviserait à l'aide de cette plaque, et en l'absence de tout étranglement.

Cependant plusieurs observateurs ont signalé déjà des points de rapprochement entre les deux règnes. On a constaté d'une part l'existence d'un étranglement sur certaines cellules végétales, chez des protistes par exemple, et d'autre part l'établissement d'une plaque cellulaire, plus ou moins complète, dans diverses cellules animales.

C'est de cette plaque dont nous devons d'abord nous occuper.

La plaque cellulaire est connue de longue date dans le règne végétal (2), mais elle a été étudiée d'une manière plus attentive, surtout dans ses rapports avec le fuseau caryocinétique, par STRASBURGER dans un ouvrage bien connu, publié en 1875 (3).

C'est dans cet ouvrage également que nous trouvons la première indication d'une plaque cellulaire chez les animaux; STRASBURGER signale en effet sa formation au sein du fuseau d'abord, et du cytoplasme ensuite, dans les cellules cartilagineuses de l'oreille du veau (4). La même année, FOL (5) indique sous le nom de : « ligne de démarcation entre les territoires des deux étoiles, » une plaque fusoriale dans l'œuf de *Cymbulia Peronii*. Bientôt BÜTSCHLI (6) découvre dans divers œufs : *Nephelis vulgaris* (TAF. I, FIG. 1,2

(1) Voir plus haut, p. 226 et suivantes.

(2) Voir HOFMEISTER : *Die Lehre v. d. Pflanzenzelle*, chap. 2, p. 69 et suivantes.

(3) STRASBURGER : *Ueb. Zellb. und Zellth.*; Jena, 1875. — Traduction française par KICKX, 1876.

(4) L. c., p. 187 à 209 de la traduction française. — Voir à ce sujet la note de FLEMMING (*Zellsubs.*, etc., p. 247.)

(5) *Études sur le développement des mollusques*; Archives de zool. expér., t. IV, 1875, PL. VIII, FIG. 5, λ.

(6) BÜTSCHLI : *Studien üb. die Entw.* etc., 1876 (daté de novembre 1875). — Voir plus haut, p. 245.

p. 219), *Limnæus auricularis*, et *Succinea Pfeiferi* (TAF. IV, FIG. 14 et 19, p. 242), ainsi que chez les infusoires une plaque qu'il assimile expressément à celle que STRASBURGER venait de décrire dans les végétaux, bien qu'il n'ait pu, dit-il, observer la part qu'elle prend à la division cellulaire. Peu après E. VAN BENEDEN la remarqua dans le fuseau d'un embryon infusoriforme de dicyémide (1). A plusieurs reprises MAYZEL (2) a signalé dans diverses cellules épithéliales la présence, en lieu et place de l'étranglement ordinaire, d'une bande séparatrice, formée par l'apparition successive, à l'équateur du cytoplasme, d'une série de vacuoles, probablement remplies de substance cémentante, et qui finit par se cliver en deux lamelles. STRASBURGER a reproduit (3) quelques figures dessinées sur les préparations de MAYZEL; l'une d'elles, la FIG. 34, porte une plaque extérieure au fuseau, tandis que la FIG. 31 semble indiquer l'existence d'une plaque fusoriale. Les autres figures sont indistinctes; toutes ont été d'ailleurs copiées sur des préparations altérées, et nous paraissent avoir peu de valeur. En 1870, SCHLEICHER (4) et STRASSER (5) décrivent la division des cellules cartilagineuses à l'aide du clivage d'une plaque tenant lieu d'étranglement. D'après le premier de ces savants, la plaque serait formée par la réunion et la coalescence de corps filamenteux, ou de bâtonnets, qui dérivent du cytoplasme et s'accumulent progressivement à l'équateur. STRASSER se contente d'affirmer qu'elle représente un épaississement local du protoplasme, épaississement qui devient peu à peu homogène et prend l'aspect des membranes. Ces explications laissent à désirer. La même année MARK (6) mentionna également, sur les œufs de limace, une plaque cellulaire dans le fuseau d'où se sépare le globule polaire, ainsi que dans celui de l'œuf fécondé; seulement il ajoute que les filaments du fuseau sont repoussés et coupés par l'étranglement habituel. La plaque ne serait donc pas utilisée. FLEMMING (7) dit avoir remarqué, quoique rarement, des indices d'une plaque au milieu des fils achromatiques reliant les futurs noyaux.

Dans son mémoire sur la *Spirochona gemmipara* (8), R. HERTWIG représente, sur la zone moyenne et étirée du noyau en étranglement, un détail qui est à nos yeux l'indication d'une plaque véritable, mais qui n'est

(1) E. VAN BENEDEN : *Mémoire sur les Dicyémides*, Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 1876, nos 6 et 7.

(2) MAYZEL : Gaz. lekarska, 1876 et 1877; Schw. u. Hoffm. Jarhesb., t. V, p, 36 et t. VI, p. 25.

(3) STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3e édition, 1880, PL. XIV, FIG. 30, 31, 32 et 34.

(4) SCHLEICHER : Archiv f. mik. Anat., t. XVI, 1879, p. 283.

(5) STRASSER : Morph. Jahr., 1879, t. V, p. 310.

(6) MARK : Zool. Anz., 1879, p. 493.

(7) FLEMMING : Archiv f. mik. Anat., 1880, t. XVIII, p. 151 (conclusions).

(8) R. HERTWIG : Jenaïsche Zeitsch., 1877, p. 149; PL. XI, FIG. 4, et PL. XII, FIG. 17 *d, e, f*.

pour lui que « eine dichtere ungestreifte Stelle, ein Rest der mittleren Kernzone », c'est-à-dire, si nous comprenons bien, une partie non striée de la portion chromatique. BERTHOLD (1) a vu également une plaque sur un noyau étranglé du *Codium bursaria*. R. HERTWIG a récemment figuré une plaque au milieu du fuseau intérieur de l'*Actinosphœrium* (2); elle rappelle, dit-il, la plaque cellulaire de STRASBURGER, mais elle n'a pas d'importance, elle est plutôt due à un accident de préparation : « unregelmässige Gerinnung ». GRÜBER avait déjà, l'année précédente, reproduit dans ses dessins du même protiste (3), plusieurs plaques qu'il considérait comme étant destinées à la séparation des noyaux nouveaux. Nous dirons plus loin que ces productions des protistes sont identiques aux plaques fusoriales correspondantes des végétaux et des animaux. Nous avons représenté en 1883 (4) sur une cellule conjonctive du *Triton alpestre* un bel exemple de plaque cellulaire, à moitié dédoublée par l'aiguille; l'étranglement y étant très ouvert, on peut suivre aisément l'épaisse membrane cellulaire jusqu'au fond du col, et constater qu'elle s'arrête à la plaque du fuseau. Enfin tout récemment E. VAN BENEDEN (5) a signalé une plaque double dans le fuseau de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* en voie de segmentation, toutefois sans détailler d'une manière précise son mode de formation; à en juger par les figures qu'il en donne, sa plaque double ressemble davantage à un étranglement qu'à une plaque cellulaire.

On le voit, la plaque cellulaire n'a été mentionnée jusqu'ici chez aucun arthropode. La critique détaillée des observations précédentes nous entraînerait donc hors de notre sujet. Cette critique a d'ailleurs été faite par FLEMMING; nous renvoyons le lecteur aux pp. 247 à 252 de son ouvrage.

Ajoutons seulement une remarque. Il nous semble qu'on ne s'est pas assez attaché à prouver que la plaque cellulaire, dont l'existence, au moins à l'intérieur du fuseau, n'est pas douteuse dans plusieurs des cas mentionnés par les auteurs précités, que cette plaque, disons nous, sert en *réalité* à l'établissement d'une membrane. Car il se pourrait que l'étranglement continuât son chemin à travers le fuseau, comme si la plaque n'existait pas. Nous avons vu que, d'après MARK, c'est ainsi que les choses se passent dans les œufs de limace. Il en est ainsi également chez les protistes. Cette

(1) BERTHOLD : Mitth. a. d. Zool. Stat. z. Neap., 1880, t. II, p. 73.

(2) R. HERTWIG : *Die Kernth. b. Actinosphærium*, etc., 1884, PL. II, FIG. 13, p. 24.

(3) GRÜBER : *Ueb. Kerntheilungsvorgänge b. einig. Protozoen*; Zeits. f. wiss. Zool., 1883, t. XXXVIII, p. 372, PL. XIX.

(4) *Prospectus* de la Biologie cellulaire, p. 13, 1883.

(5) E. VAN BENEDEN : *Rech. sur la mat et la féc. de l'Ascaris megal.* Archives de Biologie, 1883, t. IV, p. 563, PL. XIXter, FIG. 10 à 13.

observation a d'autant plus d'importance que, dans une foule de cas qui seront mentionnés tout à l'heure, la plaque elle-même disparaît sans avoir été employée. On pourrait aller plus loin. D'après nos observations, qui sont assez nombreuses, nous admettrions volontiers que la plaque fusoriale est une simple dépendance de la caryodiérèse, qu'elle peut apparaître dans toute division nucléaire, même dans celle qui se fait par étranglement, chez les animaux aussi bien que chez les végétaux, indépendamment de toute plasmodiérèse. Aussi, si nous n'en avons pas fait l'étude dans le Chapitre précédent, ç'a été dans le but unique d'éviter les redites qui fussent devenues inévitables dans celui-ci. S'il en est ainsi, il est évident que l'on n'a rien prouvé, quant au mode de division du protoplasme, lorsqu'on a établi seulement l'existence d'une plaque fusoriale; il est nécessaire de démontrer en outre que cette plaque est utilisée pour la séparation des masses plasmiques. Or cette preuve ne nous paraît pas encore avoir été fournie (1). La conclusion qui résulte de la dissertation de FLEMMING est aussi, que la division cellulaire des cellules animales à l'aide d'une plaque demeure toujours sujette à contestation.

La plasmodiérèse cinétique présente une telle similitude de caractères dans les divers ordres d'arthropodes, qu'il suffirait de la décrire dans l'un d'eux pour en faire l'histoire complète; il serait donc aussi fastidieux qu'inutile de la suivre dans tous les groupes, comme nous l'avons fait pour la caryocinèse. Nous étudierons le phénomène en lui-même; nous l'analyserons pour en déterminer les principaux caractères, et découvrir les analogies qu'il présente avec le même phénomène envisagé chez les végétaux.

Nous distinguerons deux étapes dans la plasmodiérèse des cellules testiculaires, les seules dont nous ayons à nous occuper : 1° la *formation de la plaque* cellulaire; 2° la *scission du protoplasme*.

ARTICLE PREMIER

Formation de la plaque cellulaire.

La plaque cellulaire végétale, consécutive à la caryocinèse, se compose de deux portions, dont l'une se trouve dans le fuseau, et l'autre dans le cytoplasme. Il en est de même chez les animaux, du moins lorsque la plaque est complète. On pourrait désigner la première sous le nom de plaque *fusoriale*, ou plaque

(1) Qu'il nous soit permis de dire toute notre pensée. La figure de notre *Prospectus* nous paraît être la seule d'où l'on puisse conclure que la plaque fusoriale sert à la division, parce qu'elle est la seule où l'on puisse voir clairement que l'étranglement s'arrête à la limite du fuseau, et par conséquent ne rend pas la plaque fusoriale inutile.

nucléaire(1), et la seconde sous le nom de plaque *cytoplasmatique*. A l'instar des botanistes, nous appellerons aussi cette dernière plaque *complétive* parce qu'elle étend et parfait la première.

I. Formation de la plaque fusoriale.

Le fuseau, nous le savons, est très développé dans les cellules testiculaires des arthropodes. Ses filaments sont puissants; ils sont nombreux. Leur nombre augmente apparemment pendant la division, p. 255, etc. Ce qui est certain c'est que, à la fin de la caryocinèse, il ne le cède en rien à celui des fuseaux les mieux fournis des végétaux. Il y aurait donc lieu de rectifier sur ces points les assertions contraires de STRASBURGER (2).

Nous ne pouvons admettre davantage la différence qui existerait, d'après ce savant (3), dans le rôle que le fuseau est appelé à jouer dans la plasmodiérèse chez les animaux et chez les végétaux. Chez les animaux le fuseau aurait accompli son rôle après avoir servi au retour des éléments chromatiques vers les pôles; tandis que dans les végétaux il aurait encore pour mission de concourir à l'élaboration de la plaque séparatrice. Cette distinction nous paraît erronée. En effet, la plaque fusoriale se forme normalement chez les animax aussi bien que chez les végétaux, et elle y est souvent aussi accentuée que dans ces derniers; en outre elle s'y forme exactement de la même manière, et elle y remplit les mêmes fonctions. L'examen des cellules testiculaires en général, et de celles des arthropodes en particulier, ne laisse subsister aucun doute à cet égard.

1° Nous avons représenté la plaque fusoriale dans un grand nombre de figures, puisées dans tous les ordres : FIG. **32**, **33**, **44**, **45**, **74**, **75**, **86** à **88**, **109**, **112**, **122**, **123**, **147** à **155**, **163** *c*, **176**, **177**, **184**, **185**, **190**, **191**, **196**, **202**, **210** à **217**, **226** *b*, *c*, *d*, **228** *b*, **241**, **251**, etc. Son existence est donc générale chez les arthropodes. Elle ne l'est pas moins chez les autres animaux; nous en donnons un exemple, en passant, dans la FIG. **243**.

Ce serait cependant une erreur de penser que la plaque fusoriale existe toujours. Dans la plupart des espèces que nous avons étudiées, nous avons toujours constaté sa présence sur un assez grand nombre de cellules, mais rarement sur toutes, même dans les espèces où les plaques sont communes. Nous avons habituellement remarqué un certain nombre de fuseaux qui n'en portaient pas trace encore au moment où l'étranglement du cytoplasme

(1) On a parfois appelé « plaque nucléaire » la couronne ou plaque équatoriale; mais cette expression étant aujourd'hui délaissée, on peut l'employer dans le sens que nous lui donnons ici.

(2) STRASBURGER : *Zellbildung*, 3e édition, 1880, p. 300.

(3) STRASBURGER : *Ueber d. Theilungsvorgang d. Zellk*; Archiv f. mik. Anat., t. XXI, 1882, dit ceci : « Bei Thieren schwinden die Spindelfasern hierauf, sie haben ihre Fonction vollendet; bei höher organisirten Pflanzen vermehren sie sich noch, um auch die Elemente der Kernplatte in die richtige Lage zu bringen ».

venait les couper : témoins les FIG. **121**, **246** *h*, **313**, et la FIG. **36** de notre *Biologie*. Ensuite elles paraissent beaucoup plus répandues dans certaines espèces que dans d'autres appartenant au même groupe; les crustacés sont surtout frappants sous ce rapport. Enfin nous devons ajouter que malgré les recherches les plus soigneuses nous n'avons rencontré aucune plaque chez l'*Astacus fluviatilis*, ni chez la *Scolopendra dalmatica* (1). Cette absence, en ce qui concerne la scolopendre, est d'autant plus surprenante que les plaques fusoriales manquent rarement dans la famille voisine des lithobiïdes.

2° Habituellement la plaque se marque dans le fuseau au moment où les couronnes polaires se forment, ou viennent de s'achever; les FIG. **86**, **87**, **109**, **133** et **123**, **176**, **184**, **190**, **202**, etc., etc. en font foi. Il n'est pas rare cependant de rencontrer des fuseaux où la plaque se dessine à peine, alors que les noyaux sont reconstitués. On conçoit qu'il y ait sous ce rapport des variations assez étendues, dépendant vraisemblablement de la rapidité avec laquelle la caryocinèse s'exécute.

3° Le mécanisme de sa formation est calqué sur celui de la plaque végétale(2). C'est toujours sur les filaments eux-mêmes que les premiers indices de la plaque nucléaire se manifestent; ils s'épaississent dans leur partie médiane. Cet épaississement se marque d'abord zur une zone assez large; nous avons en effet rencontré assez souvent les FIG. **44** et **146** dans les divers groupes. On voit sur ces figures que les fils connectifs s'accentuent sur une portion notable de leur parcours. Mais bientôt cette zone se rétrécit, en s'épaississant de plus en plus, jusqu'à ne plus former qu'un cercle équatorial FIG. **45**. Chaque filament porte alors un bouton sphérique, ou allongé et tronqué à ses extrémités FIG. **123**. **190**, **177**, etc., FIG. **86** à **88**, **74**, **75**, etc., etc. Ces boutons sont formés d'une substance réfractaire vis-à-vis des dissolvants des albuminoïdes; ils présentent comme les filaments eux-mêmes, mais à un plus haut degré, les propriétés du groupe des plastines.

Quant au mode précis suivant lequel se fait l'épaississement des filaments, nous n'avons pu le constater avec certitude. Nous sommes cependant assez porté à admettre avec STRASBURGER(3) que les filaments sont creux, et que c'est la substance qu'ils renferment qui s'achemine de part et d'autre vers l'équateur. C'est ainsi que les choses nous ont paru se passer dans les gros filaments des araignées FIG. **182**, **189**, **190**, de la panorpe FIG. **87**, et de l'aphrophore FIG. **109** *b*.

---

(1) Nous constatons des faits; loin de nous la pensée d'affirmer que les plaques fassent entièrement défaut chez ces animaux.

(2) Voir STRASBURGER : *Ueber den Bau, etc. der Zellhaute*, 1882, p. 172 à 174.

(3) Ibidem.

Les nodules s'accentuent pendant un certain temps; il en est qui deviennent volumineux, comme on peut le voir sur plusieurs des figures précitées. Lorsque les filaments sont nombreux et serrés, FIG. **86** à **88**, les portions épaissies peuvent finir par se toucher et constituer une plaque plus ou moins continue et homogène. Mais habituellement elles restent indépendantes, et leur ensemble, vu par un pôle, fait l'effet d'une couronne équatoriale à bâtonnets intérieurs, à peu près comme l'indique la FIG. **263**. En effet l'allongement que le fuseau subit pendant les dernières phases de la caryocinèse a pour conséquence nécessaire d'amoindrir son diamètre équatorial, en lui faisant prendre la forme cylindrique, et de ramener ses filaments dans la partie centrale.

4° Les choses peuvent en rester là; il en est ainsi généralement quand la plaque n'est pas utilisée.

Mais souvent aussi les granules cytoplasmatiques qui font irruption dans le fuseau, ainsi que nous le dirons tout à l'heure, s'accumulent près de la plaque comme chez les végétaux; la plaque s'assombrit FIG. **251**, **252**, **266**, en même temps qu'elle s'élargit. Ce phénomène est surtout remarquable chez les lithobiïdes FIG. **210**, **211**, **213**, car la bande dont nous parlons y acquiert une grande épaisseur.

A ce moment la plaque est délicate et se désagrège sous les moindres influences : la pression, le mouvement des aiguilles, l'action des réactifs durcissants, etc. Les matériaux qui la constituent se répandent alors dans le cytoplasme; il n'en reste que les épaississements nodaux des filaments, et parfois un échaffaudage de trabécules difficiles à distinguer dans le cytoplasme granuleux. Aussi est-il nécessaire de recourir à des objets frais, et traités avec la plus grande délicatesse, pour apercevoir ces détails; nous avons vu plus d'une fois la large bande des lithobies s'évanouir sous nos yeux en quelques instants. Cependant la plaque s'affermit avec le temps; grâce à la fusion des granules, elle prend insensiblement l'aspect brillant et réfringent des membranes adultes FIG. **217**. Mais n'anticipons pas; avant d'aller plus loin, disons quelques mots de la plaque cytoplasmatique.

II. Formation de la plaque cytoplasmatique.

1° L'apparition de cette plaque n'est pas aussi fréquente chez les arthropodes que celle de la précédente. En effet, à en juger par nos observations, la plaque fusoriale est loin de se compléter dans tous les cas : témoins les FIG. **87**, **88**, **122**, **146** à **155**, **176**, **184**, **214**, etc., etc., dans lesquelles la plaque ne déborde pas le fuseau. Cependant nous avons constaté son existence dans tous les groupes : FIG. **33**. **86**, **123**, **210** et suivantes, FIG. **245** *h*,

251, 252, 266. Elle apparait également chez les autres animaux. FIG. 243. C'est chez les myriapodes que nous l'avons trouvée répandue avec le plus de profusion; néanmoins elle y fait aussi défaut, FIG. 214 : ce qui n'étonne pas, la plaque fusoriale elle-même pouvant y manquer. C'est également l'absence de cette dernière qui explique pourquoi nous n'avons observé aucune plaque cytoplasmatique ni chez la scolopendre, ni chez l'écrevisse.

Il faut remarquer d'ailleurs que la délicatesse de la plaque complétive est plus grande encore que celle de la plaque fusoriale, et qu'elle s'évanouit avec la plus grande facilité, même sur les matériaux vivants qui ont été traités avec toutes les précautions désirables. Nous ne pourrions mieux comparer les plaques des arthropodes qu'à celles des algues et des champignons filamenteux. Observe-t-on au microscope des plaques en voie de formation sur des filaments vivants de *Mucor* ou de *Zygnema*, par exemple, il suffit de la moindre pression ou de l'addition d'une goutte de réactif pour les anéantir en dispersant leurs éléments. En outre l'irruption des vacuoles au moment de la division peut produire des effets désastreux sur les plaques cellulaires déjà formées, comme celles des FIG. 33, 85, 123, en refoulant de tous côtés la masse plasmique. Pour cette double raison, il se pourrait que les plaques complétives fussent beaucoup plus communes qu'on ne le pense et que ne l'indique l'observation.

2° Quoi qu'il en soit, ces plaques existent, et leur formation est calquée sur celle des plaques fusoriales. En examinant avec un grossissement suffisant de jeunes plaques de myriapodes, on constate en effet que leurs premiers traits se dessinent d'abord sur le réticulum plastinien, lequel correspond, nous le savons (1), aux filaments du fuseau. Ce réticulum s'épaissit et s'accentue de préférence aux points de jonction des trabécules situées dans le plan équatorial, ainsi que le montrent les FIG. 210 et 213 *b*, etc.

Mais c'est surtout des plaques cellulaires du tissu graisseux, que nous avons étudiées précédemment (2), qu'il faut rapprocher celles des cellules testiculaires, car elles en reproduisent exactement tous les détails. Remarquons d'abord que l'établissement de la plaque complétive marche du centre vers la périphérie. En effet, les épaississements du réticulum ne se marquent pas simultanément sur tout le diamètre de la cellule; ils apparaissent d'abord contre la plaque du fuseau, pour s'étendre ensuite de proche en proche jusqu'à la membrane cellulaire, s'il y a lieu. Contrairement à ce qui se voit parfois chez les végétaux, nous n'avons jamais observé

(1) Voir plus haut, p. 345.

(2) Voir p. 238 à 240.

de plaque débutant près de la membrane et s'avançant vers le fuseau pour s'y joindre; son développement est toujours centrifuge. Ainsi la plaque complétive n'est pour ainsi dire que la continuation de la plaque fusoriale; d'après nos observations sur les cellules testiculaires, elle ne se forme jamais lorsque celle-ci fait défaut. Nous ne pourrions donc admettre, comme semble le faire MAYZEL, que la plaque n'existe qu'en dehors du fuseau, et nous regardons comme fautive la FIG. 34 reproduite par STRASBURGER (1).

3° La plaque complétive s'étend à une distance plus ou moins grande du fuseau; il est relativement assez rare qu'elle progresse jusqu'à la membrane cellulaire. Un fait important à noter c'est que dans les divers groupes on trouve tous les intermédiaires entre les cas où elle fait totalement défaut et ceux où elle traverse tout le cytoplasme. Ainsi, dans les myriapodes, à côté de cellules qui sont dépourvues de toute plaque (2), on en trouve qui n'ont qu'une plaque intranucléaire FIG. **214**, et d'autres qui portent des plaques cytoplasmatiques à tous les degrés d'étendue FIG. **210**, **211**, **213**, etc.

4° La marche que suit la plaque à travers la cellule présente des allures singulières qui nous ont beaucoup intrigué à l'époque, déjà ancienne, où nous les avons découvertes, car alors nous ignorions encore les phénomènes qui se passent dans le tissu graisseux. En effet, si parfois la plaque s'avance en ligne droite jusqu'à la membrane *pc* FIG. **213** *b*, **251**, **245** *f*, sous la forme d'une lamelle unique, parfois aussi elle se bifurque à une certaine distance avant de l'atteindre, *x* FIG. **213** *c* et **215**, *pc* FIG. **245** *h* et **266**. Elle s'avance alors dans le cytoplasme, de part et d'autre de la direction qu'elle avait suivie jusque là, en décrivant une courbe dont la convexité regarde la membrane. Il en résulte qu'un anneau triangulaire de cytoplasme limité, d'un côté par la membrane cellulaire, de l'autre par les deux arcs nouveaux qui en ont opéré la séparation, reste à l'équateur en dehors des futures cellules. Cet anneau est vu en coupe optique dans les figures précitées. Sa puissance est fort variable; presque nulle dans la FIG. **213** *c*, elle est considérable dans la FIG. **215**. Ce sont les débris de cet anneau que l'on aperçoit en *y* de la FIG. **216**. Nous retrouvons donc ici toutes les particularités qui ont été décrites avec détails dans la plasmodiérèse des cellules graisseuses (3); nous ne nous y arrêterons pas davantage.

Nous devons cependant mentionner un fait que nous jugeons digne d'attention. L'espace triangulaire présente un aspect particulier; il n'est pas réticulé. Ce fait se constate assez aisément chez les myriapodes,

(1) Plus haut, p. 373.

(2) *Biologie*, etc., FIG. 36, p. 191.

(3) Voir plus haut, p. 238 et suivantes.

FIG. **213***c* et **215**, en *x*, mais il nous a surtout paru frappant dans les cellules de pagure qui avaient subi une autodigestion. On n'aperçoit aucune trabécule dans l'espace triangulaire de la FIG. **245** *h*, tout a été digéré. On dirait donc que cette portion est exclusivement formée d'enchylème, et que le réticulum s'en est retiré peu à peu pour former les arcs de la plaque. Ne pourrait-on pas admettre que les nouveaux noyaux, qui rendent la cellule dicentrique (1), font déjà sentir leur influence sur le cytoplasme, pour y marquer leur part réciproque, par la rétraction des trabécules les plus éloignées de la zone équatoriale, ou de la zone limite?

A notre connaissance, on n'a signalé jusqu'ici aucun cas de bifurcation de la plaque cellulaire dans le règne végétal. Elle y existe cependant; les diatomées en offrent des exemples remarquables. Il y a quelques années, nous avons eu la bonne fortune de rencontrer dans une mare, à la fin de l'hiver, des *Pinnularia viridis* en division, et sur lesquelles nous avons pu saisir le mécanisme de la formation des nouvelles valves. La FIG. **242** représente un individu de cette espèce au moment où la plaque cellulaire, φ, s'achève. La plaque du fuseau *f* s'est étendue progressivement vers les deux extrémités du frustule, et là elle s'est ouverte en deux branches régulières, *x* qui, en venant s'appuyer sur les valves, limitent un espace triangulaire dans lequel nous avons remarqué des débris de protoplasme. Ensuite la plaque et ses branches se transforment en membrane, qui s'incruste bientôt de silice et forme les deux nouvelles valves; celles-ci se trouvent ainsi, dès leur origine, emboîtées par leurs extrémités dans les anciennes. On le voit, ces phénomènes sont la reproduction surprenante de ceux que nous venons de décrire dans les cellules testiculaires.

5° Enfin la constitution de la plaque complétive est la même que celle des plaques des cellules graisseuses et, nous pouvons ajouter, des cellules végétales.

Nous avons vu que la plaque débute par un épaississement local du réticulum. Cet état dure peu. Les granules du cytoplasme s'y portent et s'y fusionnent successivement en comblant tous les interstices qui s'y trouvent, FIG. **210** et **211**. La plaque ainsi formée est assez souvent homogène d'apparence. Son épaisseur est variable. Elle est très épaisse chez les lithobies; elle l'est moins chez le crangon et la squille; ailleurs elle reste mince, et pour ainsi dire rudimentaire. Lorsqu'on fait disparaître les granules et les matériaux solubles, la plaque se présente sous la forme d'une bande plus ou moins réticulée, d'un aspect tout autre que celui du protoplasme

(1) On se souvient de ce que nous avons dit à ce sujet en parlant de l'aphrophore, p. 229.

environnant, et à mailles plus ou moins serrées *pc*, FIG. 245 *h*. On peut voir que cette plaque a beaucoup d'analogie avec la plaque *pc'* de la FIG. 283; elle est cependant généralement moins accentuée que dans cette dernière figure. Elle a beaucoup de ressemblance également avec les plaques réticulées qui sillonnent le sac embryonnaire des végétaux pendant la formation de l'endosperme, et plus encore avec les plaques provisoires qui y apparaissent accidentellement, et qui demeurent inefficaces, c'est-à-dire n'arrivent pas à l'état de membrane parfaite.

ARTICLE SECOND

Scission du protoplasme. — Destinée de la plaque cellulaire

On s'imagine volontiers que chaque phénomène biologique s'exécute suivant un type rigoureux et uniforme. C'est là une erreur profonde dont il importe de se désabuser. Vouloir rendre la nature esclave d'une formule, c'est méconnaître ses allures favorites et ses caractères les plus essentiels, mais ce n'est point l'enchaîner. Cette réflexion, que l'étude de la caryocinèse nous a déjà suggérée, se présente aussi d'elle-même à l'esprit de l'observateur qui s'efforce de surprendre les secrets de la plasmodiérèse chez les animaux. Ici il découvre un mur séparateur, production nouvelle qui surgit au sein de la cellule-mère; là il ne voit qu'un étranglement de la membrane, qui finit par couper mécaniquement la cellule en deux moitiés; ailleurs il rencontre l'un et l'autre à la fois. Mais alors rien de plus capricieux que le rôle joué par chacun d'eux dans la division; tantôt ils servent tous deux à la séparation des nouvelles cellules, tantôt l'un ou l'autre reste inefficace, tantôt enfin ni l'un ni l'autre n'est utilisé.

Tels sont en effet les phénomènes multiples qui se passent dans les cellules testiculaires des arthropodes pendant leur plasmodiérèse. Essayons de les esquisser dans leurs traits principaux.

I. La plaque ne se forme pas, les cellules se divisent alors par simple étranglement.

C'est là un fait incontestable. Le lecteur se rappelle que non seulement la plaque cytoplasmatique, p. 378, mais la plaque fusoriale, p. 376, peut faire totalement défaut, et cela dans tous les groupes et même dans les espèces qui en sont habituellement pourvues. Cependant les cellules se divisent. On voit alors l'étranglement couper le fuseau comme il a coupé le protoplasme, FIG. 121, 246 *h*, 311 à 313, FIG. 36 de la *Biologie*. Ce mode est réalisé dans beaucoup d'autres cellules animales, et il se présente également dans la divi-

sion directe(1). Les fuseaux étranglés, semblables à ceux des figures précitées, ont été de notre part l'objet d'une attention spéciale, et nous n'hésitons pas à affirmer que, dans un assez grand nombre de cas, ils ne portaient aucune trace de plaque fusoriale. Ce mode de division, nous l'avons dit, est le seul que nous ayons observé chez l'écrevisse et la scolopendre; il est assez rare chez les lithobies, néanmoins il y existe à n'en pouvoir douter. Il est plus commun dans les autres groupes, mais on observe de grandes variations d'espèce à espèce et même d'une préparation à l'autre.

Nous croyons qu'il faut chercher la raison de ces variations dans la précocité plus ou moins grande de l'apparition de l'étranglement. Cette apparition n'a en effet rien de fixe. Ici l'étranglement se dessine déjà pendant la phase équatoriale : cela s'observe assez souvent chez la scolopendre FIG. **311**, et parfois chez l'*Astacus*, ou du moins au début de la phase polaire : FIG. **121**, **246***h*, **36** de la *Biologie*; ailleurs il apparait seulement pendant, ou même après la reconstitution des noyaux. On conçoit que dans le premier cas la plaque n'ait pas le temps de se former; tandis que si l'étranglement est plus tardif, elle peut s'établir dans le fuseau et dans le cytoplasme, et concourir pour une part plus ou moins large, parfois exclusive, à l'élaboration de la nouvelle cloison.

II. La plaque se forme, mais elle disparaît sans être utilisée pour la division.

A. Il y a plusieurs années déjà que STRASBURGER a signalé la disparition de la plaque dans le sac embryonnaire des végétaux (2). Nous avons eu souvent nous-même l'occasion de constater cette particularité. Nous l'avons constatée, par exemple, sur le sac embryonnaire de la *Paris quadrifolia*, où nous avons pu suivre pas à pas les divisions nucléaires, depuis la première jusqu'à la cinquième (32 noyaux). A chaque caryocinèse surgit une plaque des mieux accentuées à l'équateur de tous les fuseaux, mais cette plaque disparaît avant la caryocinèse suivante; en effet, plaque et fuseau repassent bientôt à l'état de protoplasme ordinaire.

Il y a plus, les plaques fusoriales peuvent se compléter. Ce fait s'observe chez le *Majanthemum bifolium*, la *Pirola minor*, etc. Le jeune sac embryonnaire est alors sillonné de plaques étendues, qui se rejoignent et semblent le diviser en territoires cellulaires. Cependant la division n'aboutit pas; ces ébauches s'effacent et disparaissent comme les plaques nucléaires

(1) Voir la Première Partie, p. 229, etc.

(2) STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3e éd., p. 354.— Id. : *Ueber d. Theilungsvorgang d. Zellk.*; Archiv f. mik. Anat. 1882, t. XXI, p 580.

de la parisette. Plus tard seulement surgiront les plaques définitives et efficaces, le plus souvent dans le protoplasme au repos (1) et indépendamment de la caryocinèse, ainsi qu'il a été dit à propos des cellules graisseuses (2).

Chose remarquable, ces phénomènes se retrouvent dans les cellules multinucléées du testicule des animaux.

1° Gilson a montré (3) que dans les divers ordres d'insectes et les arachnides les métrocytes deviennent d'abord multinucléées, pour donner ensuite naissance à des colonies ou cystes par voie endogénique. Il a montré également que les cellules de ces colonies peuvent devenir à leur tour le siège des mêmes phénomènes, toutefois après avoir présenté pendant un temps variable la segmentation binaire. Or, à chaque caryocinèse que subissent ces cellules-mères, on voit souvent — pas toujours — se former une plaque au milieu du fuseau. Mais cette plaque n'a qu'une existence éphémère; elle s'évanouit en effet comme celles du sac embryonnaire. Ces assertions sont faciles à prouver, car la plaque nucléaire est très apparente dans ces cellules, et elle s'y maintient longtemps.

Jetons d'abord un regard sur les fig. **76**, **110**, **156**, **185**. Ces figures sont assez fréquentes dans les préparations où l'on a crevé des cystes de différentes générations. Les cellules qu'elles reproduisent sont des cellules à deux noyaux récents, enfoncés dans un protoplasme compact et granuleux. En les observant de plus près on discerne, dans la masse plasmique homogène et contre la membrane, un détail de structure intéressant *y* fig. **76**, *pn* fig. **156** et **185**; ce détail marque en effet la plaque nucléaire, dernier vestige de la caryocinèse que vient de traverser la cellule, et qui s'évanouira bientôt à son tour. Entrons dans quelques détails qui porteront la conviction dans l'esprit du lecteur.

En décrivant dans le chapitre précédent les phénomènes de la caryocinèse, nous nous sommes arrêté à la reconstitution des noyaux nouveaux. Nous avons fait remarquer cependant que, à partir du stade des couronnes polaires, le fuseau prend souvent chez les arthropodes un regain d'allongement (4). L'extension qu'il subit alors peut devenir si considérable qu'il est obligé de se recourber, soit sous la forme d'un arc ou d'un cercle fig. **44** et **45**, **144**, **176**, etc., soit plus généralement sous la forme d'un sigma ou d'un S fig. **74**, **154**, etc. Ces dernières images sont très fréquentes. Les nouveaux noyaux, toujours situés aux extrémités du fuseau, sont ainsi

(1) Strasburger : *Zellbildung*, etc., 3e édition, p. 361, 364.

(2) Plus haut, p. 238.

(3) Gilson : Mémoire précédent, passim.

(4) Plus haut, p. 350 et 362.

reportés à des endroits variables, éloignés, ou rapprochés l'un de l'autre au point de se toucher au centre de la cellule FIG. **44**. En général, la plaque est établie lorsque ces mouvements se font; il arrive cependant qu'elle ne se forme qu'après l'incurvation du fuseau, ainsi qu'on peut le voir sur la même FIG. **44**.

A ce moment le cytoplasme a conservé l'aspect qu'il avait pendant la division, à part les asters qui ont habituellement disparu. On voit encore en particulier, dans les figures précitées, les vacuoles qui l'avaient creusé. Mais bientôt il passe à l'état de repos.

Ce retour est marqué(1) par plusieurs phénomènes : *a)* le passage du fuseau à l'état de cytoplasme ordinaire; *b)* la disparition des vacuoles, accompagnée d'un changement de forme et d'une diminution de volume de la cellule; *c)* la disparition éventuelle de l'étranglement commençant.

a) Après la reconstitution des noyaux — parfois déjà avant la formation de la membrane nucléaire, et même à partir de l'étape des couronnes polaires, FIG. **213**, **184**; bref, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard, — les granules du cytoplasme se portent de nouveau, ou plutôt continuent (2) à faire irruption dans le fuseau, mais cette fois pour ne plus se dissoudre; ils y conservent en effet leurs caractères et leur intégrité, FIG. **74** et **75**, FIG. **150** à **155**, etc., etc.

Cette introduction des granules amène des modifications sensibles dans l'aspect et la constitution du fuseau, surtout à ses extrémités. Tantôt, il est vrai, les filaments restent où ils étaient, mais souvent aussi ils sont comme détachés de force, arrachés des noyaux et rejetés dans le cytoplasme environnant, FIG. **88**, **153** et **154**, **163**, **184**, **213** à **215**. La FIG. **213** indique que cette séparation peut se faire chez les myriapodes avant la reformation du nucléole. Le fuseau prend alors la forme d'un double entonnoir dont la plaque occupe le milieu de la partie rétrécie, qui demeure toujours moins chargée de granules, et dans laquelle les filaments seront encore visibles pendant très longtemps. Que les filaments du fuseau se détachent ou demeurent en place, ils sont bientôt plongés dans un enchylème granuleux, qui ne se distingue plus de l'enchylème cytoplasmatique. Alors ils s'organisent en réticulum qui fait corps commun avec celui des asters. On peut suivre cette transformation sur les panorpes, mais surtout sur les lithobies. Nous avons essayé de rendre avec exactitude la formation du réticulum entre les filaments en éventail dans les FIG. **214** et **215**. Elle

(1) Outre la reconstitution du réticulum ordinaire à l'aide des asters, phénomène qui a déjà été décrit p. 348.

(2) Voir plus haut, p. 342 et 350.

marche des sommets vers la plaque. On voit apparaître successivement entre les filaments des trabécules transversales ou obliques qui les relient. Ces trabécules se forment sur place; mais il serait impossible de dire si elles dérivent de la fusion des granules cytoplasmatiques, ou bien du plasma hyalin dans lequel le fuseau est naturellement plongé avant l'irruption des granules, et dont on peut admettre qu'il renferme de la plastine, ou enfin si elles ne sont pas dues plutôt à des sortes d'expansions pseudopodiques des filaments fusoriaux eux-mêmes. Quoi qu'il en soit, tous les fils connectifs sont incorporés au réticulum plasmatique, et en forment la charpente principale à l'endroit où ils se trouvent; on peut en effet les suivre encore bien loin au sein du réticulum nouveau, dans lequel ils rayonnent à partir de la plaque. Ces détails s'aperçoivent sur des cellules fraîches, touchées seulement par les vapeurs d'acide osmique FIG. **215**; mais ils se distinguent beaucoup mieux sur de pareilles cellules fixées davantage, et mises à macérer pendant une demi-heure ou une heure dans la liqueur digestive artificielle, afin d'atténuer les granules qui masquent les trabécules.

Ainsi le fuseau ne disparaît ni ne se dissout après la division; il persiste et sert à reconstituer le réticulum plastinien dans tout l'espace qu'il occupe. Nous avions donc raison d'affirmer que le noyau déverse, à chaque caryocinèse, une quantité notable de plastine dans le cytoplasme, et que « *le caryoplasma est restitué au cytoplasma dont il redevient une partie intégrante* (1). »

b) C'est ainsi que le cytoplasme retourne à l'état quiscent. Cependant un autre phénomène peut s'y manifester. Lorsque les vacuoles y existent, elles disparaissent. La cellule, jusque là distendue, revient alors sur elle-même, grâce à l'élasticité de sa membrane, peut-être bien aussi de son réticulum, et son volume s'amoindrit. On peut suivre pas à pas ces transformations sur les cellules qui s'échappent de certains cystes, et qui sont destinées à devenir multinucléées pour former de nouveaux cystes, par exemple sur les cellules des FIG. **153** à **156** que nous avons reproduites à dessein. Ces figures sont communes chez les coléoptères et chez les araignées. La FIG. **154** est la première de la série : la cellule est allongée, gorgée d'eau, et son fuseau est recourbé en S. Dans les FIG. **153** et **155**, elle revient sur elle-même; l'eau y diminue progressivement, et le fuseau est rejeté vers la périphérie par la contraction de la cellule. Enfin dans la FIG. **156** les vacuoles ont disparu totalement; la cellule, considérablement réduite, a repris la forme sphérique, un moment altérée par la turgescence de la caryocinèse,

(1) *Biologie*, p. 251.

et possède maintenant un protoplasme compact et homogène. La plaque nucléaire *pn*, avec les filaments qu'elle traverse, est seule visible encore au bord de la cellule. Bientôt ces derniers vestiges d'une division commencée disparaîtront, et l'observateur n'aura plus sous les yeux qu'une cellule binucléée.

c) Remarquons en passant que les cellules qui subissent ces transformation portent souvent des traces évidentes d'étranglement, ou d'inflexion de la membrane, comme si elles devaient incontinent se segmenter FIG. **74**,**75**, **111**, etc. Le sillon qui se marque dans ces conditions demeure inefficace; il s'évanouit en effet sans laisser de traces de son existence. Il a déjà disparu dans la FIG. **76** et **185**, dans lesquelles la plaque *pn* est encore visible; tandis qu'il persiste parfois jusqu'au moment où les deux nouveaux noyaux entrent en caryocinèse FIG. **34**, **128** et **129**, **140**, mais il finit également par s'effacer à mesure que les noyaux se multiplient et que le cyste se développe.

Les cellules **76**, **110**, **156**, **185**, qui ont servi de point de départ à cette description, représentent donc des métrocytes qui deviennent multinucléées par la disparition de la plaque fusoriale. Les mêmes phénomènes se répètent aux caryocinèses suivantes, jusqu'au moment où la division endogène vient scinder le protoplasme en autant de cellules qu'il y a de noyaux. A ce moment nous avons parfois vu, dans le protoplasme interposé aux noyaux, des bandes sombres, simulant des plaques; mais l'opacité de ces sortes d'éléments en rend l'étude incertaine. A part ce détail, on voit que la formation des colonies testiculaires à l'aide d'une cellule-mère est calquée sur celle de l'endosperme dans le sac embryonnaire.

2° Ce n'est pas seulement la plaque fusoriale qui s'évanouit sans être utilisée; la plaque complétive peut subir le même sort. Mais il est beaucoup plus difficile de constater sa disparition, à cause de sa grande délicatesse. Il est rare en effet que ces sortes de plaques soient plus qu'une ébauche, et il n'est pas aisé de les suivre dans les cellules dont la segmentation ne se réalise point. Nous croyons cependant pouvoir conclure de nos observations sur l'*Harpalus griseus* et la *Steropus madida* à l'inutilisation de la plaque cytoplasmatique. En effet nous avons remarqué plusieurs fois dans des cystes, dont les cellules devenaient multinucléées pour former elles-mêmes de nouveaux cystes, des cellules munies d'une plaque *pc*, comme celle de la FIG. **123**, au milieu d'autres cellules semblables à celles des FIG. **126** et **156** dont la caryocinèse était terminée; qui étaient binucléées, par conséquent, et qui avaient dû porter des plaques comme leurs voisines. Qu'il nous soient permis, pour appuyer cette observation, d'en ajouter une seconde. Nous avons constaté également la disparition de la plaque *pc* dans un ver,

le *Distomum clavigerum*, FIG. **243***a* et *b*, au moment où les cellules testiculaires entrent en activité, pour se transformer en cellules binucléées. La plaque *pc* disparait d'abord et assez tôt, tandis que la plaque *pn* se voit pendant longtemps au milieu du cytoplasme; on l'y distingue encore parfois lorsque les nouveaux noyaux entrent en caryocinèse.

B) Ainsi les plaques disparaissent pendant la multiplication des noyaux des cellules multinucléées; nous ajoutons qu'elles peuvent subir le même sort pendant la segmentation binaire.

Nous savons par le mémoire de GILSON, — et c'est là un nouveau point de rapprochement à établir avec la formation de l'endosperme végétal, — que les cellules issues par voie endogène peuvent se multiplier ensuite par segmentation binaire à l'intérieur des cystes. Or, il arrive assez souvent que la plaque fusoriale n'est pas utilisée pendant cette segmentation.

Lorsque l'étranglement est étroit et resserré, FIG. **73***a* et **196***a*, il est difficile, pour ne pas dire impossible, de voir se qui se passe dans la plaque. Au moment où il vient toucher la plaque on constate bien encore l'existence de cette dernière au milieu du col, comme dans les figures précitées; mais, plus tard, oserait-on décider si la séparation des cellules se fait par la progression de l'étranglement ou par le dédoublement de la plaque (1)?

Il n'en est plus de même lorsque l'étranglement est largement ouvert, — soit naturellement soit à cause de l'allongement subi par la cellule, — FIG. **32**, **148** à **152**, **197** par exemple, car alors on peut observer ce qui se passe dans la gorge, et il est plus aisé de se prononcer sur le sort de la plaque. Or nous avons constaté assez souvent chez les arthropodes, mais principalement chez les phalangides, que c'est l'étranglement seul qui produit la division. On y trouve en effet des chapelets de cellules, comme celui de la FIG. **197**, sur lesquels on peut suivre toutes les étapes de la disparition de la plaque par la progression du sillon séparateur, pendant l'amincissement du col. Elle n'est bientôt plus formée que par les parois de l'étranglement lui-même, parois qui sont très distinctes, et qui se continuent manifestement de part et d'autre avec les membranes cellulaires; ce sont ces parois qui se rompent en dernier lieu. Ajoutons qu'il n'est pas rare de voir la plaque prendre une direction oblique et tourmentée, ou de trouver ses boutons dérangés et reportés à de grandes distances les uns des autres; elle subit donc une dislocation complète pendant l'étirement de la gorge. Cette divi-

---

(1) Cette impossibilité est une des raisons qui nous ont fait dire plus haut qu'aucun des auteurs qui se sont occupés de la plaque chez les animaux, n'a *prouvé* que cette plaque servait à la division, car les exemples qu'ils ont allégués sont tous à étranglement serré.

sion reproduit exactement, à part la plaque qui n'existe pas, ce qui se passe si communément dans la segmentation des infusoires, des opalines, des paramécies, etc.; les deux moitiés fortement étirées ne se tiennent plus à la fin que par un fil long et ténu, appartenant à la cuticule même de ces êtres. L'étranglement des noyaux de la *Spirochona gemmipara* a plus de ressemblance encore avec celui de nos cellules, car il existe également dans ces noyaux une plaque fusoriale (1). Les figures de HERTWIG(2) montrent que cette plaque est disloquée au milieu du col étiré, et que la séparation des nouveaux noyaux est le fait exclusif du sillon équatorial. Il en est ainsi encore chez d'autres protistes dont le noyau présente une caryocinèse intérieure; la plaque du fuseau y est également disloquée par l'étranglement qui met fin à la division. La première fois que nous vîmes les cellules en chapelet, dont il vient d'être question, nous crûmes que les cols qui les relient étaient dûs à la traction opérée par les aiguilles. Mais nous avons été forcé d'abandonner cette opinion, car ces cols se voient, chez les phalangides, à l'intérieur des cystes intacts et qui n'ont pas été soumis à la dissociation. Ce ne sont donc pas des produits artificiels.

Il résulte de cette discussion que dans certains cas, qui nous ont paru assez nombreux du reste, la plaque n'est pas utilisée dans la segmentation binaire. Nous allons voir cependant qu'il peut en être autrement.

III. La plaque est utilisée pour la division : elle se transforme en membrane permanente.

On peut admettre que les bandes obscures, dont nous avons signalé l'apparition entre les noyaux au sein du protoplasme des cellules multinucléées, servent, au même titre que les plaques de l'endosperme, à la formation des cellules par voie endogène; toutefois nous n'avons pu nous en assurer d'une manière suffisante.

Les plaques fusoriales ou complétives sont surtout utilisées dans la segmentation binaire.

1° Nous avons trouvé, un peu partout, des exemples plus ou moins probants de l'utilisation de la plaque. Les FIG. **147** à **151**, tirées des coléoptères, donnent une idée exacte de ce que nous avons vu plus ou moins fréquemment dans divers groupes, dans les sauterelles et les arachnides en particulier. On peut y suivre aisément les limites du large sillon qui se marque à l'équateur des cellules, et constater qu'il s'arrête contre la plaque

(1) Voir plus haut, p. 373.

(2) R. HERTWIG : Jenaisch. Zeitsch., 1877, PL. XII, FIG. 17 *d*, *e*, *f*.

fusoriale *pn*, épaisse et très apparente. Au milieu des ces figures, nous avons observé sur une dizaine de préparations la FIG. 152, mais sans profusion; une fois seulement nous en avons compté six parmi les nombreuses cellules provenant d'un cyste ouvert de la *Steropus madida.* C'est une de ces cellules qui a été reproduite dans la FIG 152; la plaque *pn*, distincte de l'étranglement, s'y est manifestement dédoublée en deux lamelles *y*, qui présentent encore les caractères granuleux de la plaque elle-même. Nous pensons que ce dédoublement se fait naturellement. On pourrait cependant l'attribuer au choc des aiguilles; mais, en admettant qu'il en soit ainsi, la régularité et la facilité avec lesquelles ce clivage se produit indiqueraient, semble-t-il, qu'il doit se réaliser normalement dans les cystes.

On trouve aussi des plaques dédoublées à l'intérieur des cellules-mères, FIG. 111. Les nodules portés par les lames de clivage, et par les filaments du fuseau qui y aboutissent, prouvent l'existence du dédoublement. Nous avons observé cette figure une dizaine de fois chez l'aphrophore, et deux fois seulement dans une araignée.

Mentionnons encore la FIG. 33 : ici les deux plaques se sont également dédoublées. Cette figure a été vue cinq ou six fois dans les sauterelles, et deux fois dans les panorpes sur des cellules analogues à celle de la FIG. 86, mais qui étaient au stade de la FIG. 88. On peut émettre à propos de toutes ces figures, l'observation qui a été faite relativement à la FIG. 152, au sujet de l'action présumée des aiguilles. Pour nous, nous les considérons comme l'expression d'un processus normal dont la turgescence serait le principal facteur. Il est à remarquer, en effet, que nous n'avons observé ces sortes de clivages que dans les cellules gorgées d'eau et creusées de grandes vacuoles, comme celles que nous avons reproduites dans les figures susmentionnées. Dans les FIG. 74, 75, 148, 150, 153, 194, 196 *b*, la pression intérieure a scindé le protoplasme en deux masses polaires distinctes, mais encore reliées par le fuseau; c'est elle aussi sans doute qui a produit la séparation plus complète qui se voit dans les FIG. 33 et 111, en déterminant en même temps le clivage des plaques fusoriales.

C'est grâce à ce clivage que la cellule de la FIG. 111 est devenue une cellule-mère renfermant deux cellules-filles, qui semblent être nées par voie endogénique. Il est possible que parfois l'étranglement *x* qu'elle porte s'achève et coupe la cellule en deux; il est possible aussi que dans certains cas semblables les deux masses plasmiques se refusionnent ensuite, comme nous avons vu que cela se fait graduellement dans les FIG. 152 à 156, et que la cellule-mère redevienne ainsi binucléée. Mais il est certain aussi pour nous

que ces masses peuvent rester indépendantes et continuer à se diviser de la même façon plus ou moins longtemps. La FIG. **112** marque la première de ces divisions; lorsqu'elle sera achevée, la cellule-mère renfermera quatre cellules-filles, blotties contre sa membrane et séparées par des vacuoles. Nous en avons vu qui avaient huit cellules périphériques, ordonnées en épithélium limitant une vaste cavité centrale, et reproduisant exactement la colonie figurée par GILSON (1), dans laquelle les cellules sont nées par voie endogénique.

Ces productions présentent tous les caractères de certaines colonies permanentes des diptères, signalés également par GILSON (2); la plaque concourrait donc aussi d'une manière efficace à la formation de ces dernières. La cellule-mère au moment de sa division offre l'image de notre FIG. **266**, c'est-à-dire qu'elle porte vraisemblablement une plaque bifurquée. La membrane cellulaire ne subit pas d'étranglement. Lorsque les branches de la plaque se sont transformées en membrane, et que les granules compris entre ces branches ont été résorbés, la cellule-mère est semblable à celle de la FIG. **245** *h* ou de la FIG. **216**. Mais chez elle la portion membraneuse *y* ne disparaît pas. Pendant que les cellules grandissent, la membrane primitive se clive de part et d'autre de cette portion et bientôt les nouvelles cellules, ou celles qui en dérivent, deviennent libres à son intérieur, et simulent un cyste à formation endogénique. Le lecteur se rappelle sans doute la FIG. **281**, et ce que nous en avons dit dans la plasmodiérèse acinétique p. 244.

2° Le groupe le plus intéressant, au point de vue de la transformation de la plaque en membrane permanente, est sans contredit celui des myriapodes.

On le sait par le mémoire qui précède (3), la formation endogène fait défaut chez ces animaux; on n'y rencontre que la segmentation binaire. Or, cette division s'y pratique le plus souvent à l'aide de la plaque cellulaire; mais cette plaque y prend une part plus ou moins large, suivant le développement qu'elle acquiert.

On peut établir en thèse générale que la plaque nucléaire *pn* est utilisée pour la division; l'étranglement s'avance alors seulement jusqu'à elle, il ne va pas au-delà. Nous avons constaté ce fait un grand nombre de fois sur des cellules à large sillon, comme celle de la FIG. **217**, et sur des colonies entières de semblables éléments (4), où l'on pouvait suivre l'épaisse membrane cellulaire jusqu'au fond du col, surtout après une digestion légère.

---

(1) GILSON : l. c., Pl. II, fig. 31.

(2) GILSON : l. c., p. 94 et 95.

(3) GILSON : l. c., p. 44

(4) GILSON représente une de ces colonies dans sa FIG. 7, PL. I.

Lorsque la plaque complétive *pc* s'est établie, elle sert également à la formation de la membrane séparatrice. Il est rare, en effet, à en juger par nos observations, que l'étranglement progresse dans ce cas jusqu'au fuseau; il s'arrête aux abords de la plaque. Ce détail se voit avec le plus de netteté sur les colonies de cellules placées bout à bout; le fuseau s'y maintient longtemps encore après la formation définitive des cloisons, et il est aisé de constater qu'il est souvent débordé par ces dernières. On trouve toutes les transitions entre la colonie de notre FIG. **217** et celles où l'étranglement est à peine marqué, et où par conséquent la plaque s'étend à une distance beaucoup plus grande du fuseau. On obtiendrait de ces figures en supposant achevé, sur nos FIG. **210** et **211**, le sillon qui commence à s'y dessiner.

Le lecteur aura remarqué, en parcourant le mémoire de GILSON, que les cloisons transversales des colonies se clivent avec le temps, ainsi du reste que les membranes cellulaires peuvent le faire généralement, et que toutes leurs cellules sont mises en liberté.

Dans les cas plus rares où la plaque *pc* s'avance en ligne droite jusqu'à la membrane cellulaire, FIG. **213** *b*, l'étranglement ne se forme pas, ou il demeure insignifiant; elle est donc utilisée intégralement et se transforme en cloison permanente sur tout le diamètre de la cellule.

Il en est généralement de même lorsque la plaque se bifurque à ses extrémités, FIG. **213** *c*, **215**; la plaque, ainsi que ses arcs *x*, *x*, s'affermissent et deviennent de véritables membranes. La FIG. **216** le prouve clairement. Nous avons dit plus haut (1), en parlant des cellules graisseuses, que dans le cas où les arcs subissent cette transformation, le protoplasme compris dans la zone triangulaire, désormais séparée des cellules, est digéré et résorbé peu à peu. Il en est de même ici; on voit dans la FIG. **216**, en ♀, les restes de ce protoplasme. Quant à la portion de la membrane de la cellule-mère, qui limite l'anneau extérieurement, *y* de la FIG. **216**, elle subit le même sort chez les lithobies. Les nouvelles cellules en s'allongeant l'étirent de plus plus, puis elle s'évanouit. Nous avons remarqué assez souvent des cellules récemment divisées, et dont parfois le nucléole seul était reconstitué, sur lesquelles la portion *y*, fortement tendue, était devenue d'une minceur excessive. Sur d'autres cette portion avait disparu partiellement, soit d'un côté, soit à divers endroits séparés; sur d'autres enfin elle n'existait plus que sous la forme de lambeaux irréguliers, à peine visibles aux points de jonction des arcs avec la membrane primitive. Inutile d'ajouter que l'observateur ne peut plus saisir alors le moindre vestige du mode de division que nous venons d'esquisser; il n'a plus sous les yeux qu'une cellule qui s'est apparemment divisée par un simple étranglement, lequel en réalité n'a jamais existé.

---

(1) Voir p. 241.

La plupart des phénomènes que nous venons de décrire, on les retrouve à divers degrés chez les crustacés; seulement l'observation en est plus difficile, vu la petitesse relative des cellules. Nous y avons rencontré de petites colonies formées, comme chez les myriapodes, de deux à six, et même huit cellules, FIG. 252, 258, 265 à 267, dans lesquelles les plaques *pc*, plus ou moins développées, FIG. 251 et 252, se changent en cloisons transversales *m*, débordant le fuseau à divers degrés, FIG. 252, 265 et 267. Quand la plaque traverse toute la cellule, FIG. 245*f*, 251, on ne remarque pas d'étranglement au moment où la plaque est transformée en membrane brillante. Mais bientôt cette membrane se dédouble, à partir de la périphérie, pendant que les deux cellules s'arrondissent de plus en plus. Un pareil dédoublement simule un sillon, et reproduit l'aspect d'une cellule qui se divise par étranglement; on s'y tromperait si l'on n'était prévenu. Enfin les arcs, ou bifurcations de la plaque FIG. 266, peuvent également donner naissance à des membranes permanentes; la FIG. 245*h* le prouve suffisamment. Elle provient de la préparation qui avait subi une autodigestion, et dont nous avons déjà parlé. Les membranes intérieures *pc*, ont encore l'aspect granuleux des plaques, et la membrane cellulaire primitive n'a guère subi d'étranglement. Cette figure est identique avec la FIG. 266 de la squille et la FIG. 215 des lithobies; si l'anneau triangulaire y paraît vide, c'est que les granules plasmatiques, ont été digérés, comme ceux du caryoplasma des deux nouvelles cellules. Nous avons vu plusieurs figures semblables dans la préparation susmentionnée. La portion de la membrane primitive qui limite l'anneau extérieurement est sans doute destinée à disparaitre, car les crustacés, pas plus que les chilopodes, ne possèdent de cystes testiculaires.

CONCLUSIONS

Les conclusions de ce chapitre sont faciles à formuler.

Le processus qui préside à la plasmodiérèse des cellules testiculaires, et des cellules animales en général, est multiple. Il se résume :

1° *Dans un étranglement pur et simple, sans ou avec la formation préalable d'une plaque qui est alors inutilisée.*

2° *Ou bien dans la participation exclusive d'une plaque cellulaire, fusoriale et complétive, l'étranglement faisant défaut ou restant inefficace;*

3° *Ou enfin dans la mise en œuvre simultanée d'un étranglement et d'une plaque, soit fusoriale seulement, soit fusoriale et complétive à divers degrés.*

Ces trois modes sont reliés par des transitions insensibles, et peuvent se rencontrer côte à côte dans un même testicule. On peut admettre que

leur emploi est déterminé, ou réglé, par la rapidité de la segmentation, ou le degré de précocité de l'apparition du sillon équatorial et de la plaque.

Ces résultats sont de nature à modifier notablement les idées reçues par la généralité des savants qui admettent, nous l'avons vu, que la division des cellules animales se fait seulement par étranglement. Ils montrent également que la description donnée par E. Van Beneden (1) de la première segmentation de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* ne saurait être généralisée; elle ne se vérifie que dans un cas particulier, celui où l'étranglement s'avance jusqu'à la plaque équatoriale sans la dépasser.

4° *Lorsque la plaque cellulaire est complète, la plasmodiérèse des cellules animales est calquée sur celle des cellules végétales.*

5° *La plasmodiérèse cinétique des cellules testiculaires reproduit fidèlement la plasmodiérèse acinétique des cellules graisseuses.*

Avec cette différence naturellement que la plaque fusoriale fait défaut dans ces dernières; elle y est remplacée par la plaque cytoplasmatique qui s'y établit comme dans le sac embryonnaire de beaucoup de végétaux.

6° *Les colonies linéaires*, — c'est-à-dire celles qui sont constituées par des cellules placées bout à bout, comme dans les myriapodes et les crustacés, — *se forment par segmentation exogène et à l'aide d'une plaque, tantôt fusoriale, tantôt fusoriale et complétive à la fois, et le plus souvent avec le concours simultané d'un étranglement.*

La séparation des cellules s'y fait par le clivage progressif et centripète de la plaque de segmentation.

7° *Les cystes*, — ou colonie des insectes et des arachnides, constituées par des cellules-filles renfermées dans la membrane de la cellule-mère, — *se forment de deux manières :*

a) *Par division simultanée d'une cellule multinucléée en autant de cellules qu'elle renferme de noyaux.*

Cette division se fait très probablement à l'aide de plaques qui surgissent à la fois entre les noyaux dans le cytoplasme; les plaques fusoriales, apparues à chaque caryocinèse, faisant constamment retour au protoplasme ordinaire; et

b) *Par segmentation binaire, endogène* (2) *et successive, qui se fait*

(1) L. c., p. 563 et p. 602.

(2) Nous avons ainsi appelé (*Recherches anat. et phys. sur les Champignons*, 1870, p. 91) le mode de segmentation dans lequel la paroi solide et différentiée de la cellule-mère reste en dehors des cellules-filles sous la forme de membrane enveloppante, réservant le mot de segmentation *exogène* à la segmentation ordinaire, caractérisée en ce que cette paroi se retrouve tout entière dans les cellules-filles et continue à en faire partie intégrante : comme cela se pratique dans la formation des colonies linéaires des myriapodes et des crustacés, des chapelets de spores des mucédinées, etc.

à l'aide d'une plaque fusoriale et complétive; l'étranglement, lorsqu'il se marque, disparaît sans avoir été utilisé.

Les deux premières cellules deviennent alors libres à l'intérieur de la cellule-mère par le clivage de la plaque et le clivage complémentaire de la membrane primitive *x*, FIG. 281, ou, si l'on préfère, par la séparation de la membrane de MOHL des nouvelles cellules de la paroi enveloppante de la cellule-mère. Ces phénomènes sont identiques à ceux que nous avons décrits il y a longtemps dans les sporanges des *Thamnidium* et autres champignons (1).

TROISIÈME PARTIE.

RAPPORTS

ENTRE LES DEUX MODES DE DIVISION

Pour achever ce travail, il nous reste à jeter un coup-d'œil général sur les deux Parties qui le composent, la cytodiérèse acinétique et la cytodiérèse cinétique, la division directe et la division indirecte chez les arthropodes, afin d'en mieux saisir les analogies et les différences.

I. Caryodiérèse

En comparant les deux modes de division du noyau dans leurs termes extrêmes, on est frappé de l'abîme qui les sépare. D'un côté le noyau est remplacé par un fuseau puissant : sa membrane entre en résolution, son boyau subit la segmentation transversale et longitudinale et les éléments qui en résultent exécutent une série d'évolutions compliquées, donnant lieu à autant de figures successives différentes, et qui a pour but d'amener les deux moitiés de l'élément nucléinien dans un milieu nouveau où ils se reconstituent en noyaux nouveaux. Le cytoplasme entre lui-même en mouvement; les asters et les corpuscules polaires s'y dessinent avec une grande netteté. De l'autre le noyau s'étrangle dans sa partie médiane et se coupe en deux moitiés semblables à lui-même; aucun des phénomènes précédents ne se manifeste dans son intimité, et le cytoplasme conserve son repos apparent. On conçoit que les observateurs, frappés de ces différences profondes, aient songé à introduire une séparation radicale entre les deux procédés de caryocinèse. Mais en biologie cellulaire, bien plus encore que dans les autres branches des sciences, il faut se garder des déductions absolues, tant sont multiples et variables les causes internes et externes qui peuvent prendre part aux phénomènes de la cellule!

(1) *Recherches anat. et phys.* etc., 1870; PL. IV, FIG. 4, etc.

En présence des données que la science possède aujourd'hui, on se demande volontiers si les différences que nous venons de signaler sont aussi tranchées qu'elles le paraissent. Déjà Johow (1) et Schmitz (2) ont cherché à atténuer ces différences. Ils considèrent les deux modes de division, non plus comme des processus hétérogènes, mais comme de simples modifications d'un même processus général, reliées entre elles par des transitions graduelles. Strasburger (3) s'est aujourd'hui rallié aux vues de ces savants. Pfitzner (4) rapproche également les deux modes de division, etc., etc.

Le lecteur aura remarqué que nous partageons les mêmes idées. Nous avons en effet consigné dans ce mémoire un assez grand nombre de faits qui donnent à cette manière d'envisager la division un appui solide. Nous posons aussi en thèse générale que les deux modes de caryodiérèse ne sont pas fondamentalement distincts. Voici nos preuves :

1° Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun ne paraît essentiel;

2° On trouve toutes les transitions entre la caryocinèse la mieux marquée et la division directe;

3° Celle-ci, à son tour, peut revêtir tous les caractères de la caryocinèse;

4° Les deux procédés ont la même valeur morphologique et physiogique.

1° *Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants*; *aucun d'eux n'est essentiel.*

Cette assertion n'est que la conséquence logique des conclusions que nous avons formulées, p. 325 à 352, à la suite de nos observations. On trouverait en effet difficilement une phase, un détail de la caryocinèse qui soit fixe et immuable. Non seulement la plupart des phénomènes s'exécutent suivant des modes différents, et à des moments différents, mais chacun d'eux en particulier peut faire défaut. Depuis la scission de la forme pelotonnée jusqu'à la reconstitution du boyau nucléinien, et celle du boyau lui-même (5), il n'est aucune phase qui ne puisse être sautée impunément.

Cela est tellement vrai que celui qui voudrait déterminer les caractères essentiels de la caryocinèse pour en donner une définition exacte, entreprendrait une lourde tâche. Une seule chose ne manque : la séparation de

(1) Johow : Bot. Zeit., 1881, p. 746.

(2) Fr. Schmitz : Sitzungsb. d. med. Geselsch. etc., 13 juillet 1880.

(3) Strasburger : Archiv f. mik. Anat., t. XXI, 1882, p. 580 et sqq.

(4) Pfitzner : *Zur morph. Bedeutung d. Zelkk.*; Morph. Jarhrb., 1885

(5) Comme cela se voit chez les lithobies au moment de la formation des spermatozoïdes. — Gilson, p. 44.

la partie nucléinienne en deux groupes distincts; tout le reste paraît accessoire en ce qui concerne le boyau, c'est-à-dire que les deux procédés de caryodiérèse se confondent dans leur note essentielle.

2° *Aussi l'on rencontre toutes les formes intermédiaires entre la division cinétique et la division acinétique.*

Donnons quelques détails à ce sujet :

A. Rappelons d'abord certains faits qu'il est aisé de constater sur les végétaux.

a) Les travaux de SCHMITZ, de STRASBURGER, de TREUB et de JOHOW(1) sur les characées nous ont révélé, dans cette famille, des dégradations insensibles dans les phénomènes de la division cinétique. Pendant la caryocinèse des cellules apicales, ou méristématiques, la membrane nucléaire s'efface, et les figures caryocinétiques se dessinent à divers degrés, suivant les espèces et peut-être suivant les circonstances. Ici le fuseau est indiqué, et la nucléine s'ordonne plus ou moins en plaque équatoriale; là le fuseau n'apparait pas, et les lambeaux de nucléine, après leur scission, restent éparpillés sans ordre dans le noyau. Parfois enfin, tous les phénomènes de la caryocinèse se résument dans l'étranglement du noyau. Dans les cellules plus âgées, on ne rencontre plus traces de figures caryocinétiques; la division acinétique y est seule en jeu.

b) Les algues siphonées, ces cellules géantes à noyaux innombrables, sont plus instructives encore, car les transitions qu'on y remarque entre les deux modes de division existent en même temps au sein d'une même cellule. Nous avons eu l'occasion, à Naples, de répéter les observations de SCHMITZ et de BERTHOLD sur les *Vallonia* et les *Codium*, et nous sommes arrivé aux mêmes résultats essentiels que ces savants. Sur les parties jeunes de la cellule on trouve des figures caryocinétiques plus ou moins achevées. Nous avons dit que nous avions rencontré des couronnes équatoriales à bâtonnets droits dans le *Codium bursaria*. Or, à côté des noyaux qui subissent ces phénomènes, il en est d'autres, et en grand nombre, surtout dans les parties vieillies de la cellule, qui s'étranglent et dans lesquels on ne remarque aucune modification sensible, c'est-à-dire qu'aucune figure caryocinétique n'y est plus indiquée. Sur certains noyaux, les deux moitiés étranglées sont reliées par un col hyalin et allongé, comme chez l'aphrophore FIG. 7, *c*, *d*, PL. I; tandis que sur d'autres elles sont séparées sur place et restent accolées, comme en *d*, FIG. 6 de la même planche.

(1) Voir JOHOW : Bot. Zeit , 1881, p. 730 à 737. — Item STRASBURGER ; *Zellb. u. Zellth.*, 3e édition, PL. XIII, FIG. 48 à 51.

B) Tous ces phénomènes se retrouvent chez les animaux.

a) On les constate d'abord sur certains protistes, multinucléées comme la *Vallania* et les *Codium*, sur les opalines par exemple. L'étude de la division nucléaire chez l'opaline de la grenouille est en effet pleine d'intérêt. La FIG. **6** de la PL. I marque quelques-unes des particularités que nous y avons observées. Sur cinq ou six individus, dont deux très jeunes et les autres plus âgés quoique peu volumineux encore, nous avons trouvé mélangés les deux modes de division. A côté des noyaux en cinèse intérieure, rappelant celle de l'*Actinopherium* et dont nous avons parlé plus haut, p. 357, FIG. **6***a* et *b* de la PL. I, il s'en trouvait beaucoup d'autres en voie de division acinétique, ainsi que l'a décrit ZELLER(1). Les uns portaient un col étiré, *c*; les autres s'étranglaient sur place et présentaient leurs moitiés contiguës, *d*. Ces phénomènes sont d'autant plus remarquables que l'on trouverait difficilement chez l'opaline une portion terminale, jeune et en voie d'accroissement, comme chez les siphonées.

b) Ce n'est point tout. De pareilles transitions se rencontrent dans les tissus ordinaires des animaux plus élevés. La preuve nous en est fournie par les pagures, les dromies et autres décapodes, ainsi que par l'écrevisse.

En comparant les FIG. **235** à **241** avec les FIG. **244** et **245**, on voit que la caryocinèse typique chez les pagures s'altère insensiblement, dans certaines circonstances, jusqu'à se confondre avec la division directe. Ainsi dans la FIG. **244** le fil nucléinien s'oriente et se divise en tronçons; le fuseau existe encore, mais la membrane nucléaire n'entre pas en résolution, du moins elle persiste jusqu'aux dernières phases de la division. Sur la FIG. **245** il n'y a plus d'images caryocinétiques proprement dites; le noyau s'aplatit en bloc, et forme un disque qui rappelle la plaque équatoriale. Cette lame se divise ensuite en deux moitiés, à la façon d'un noyau ordinaire, par un véritable étranglement transversal. Le changement de forme du noyau est donc le seul phénomène qui distingue cette division de la segmentation acinétique la mieux caractérisée.

Nous avons rencontré des figures analogues dans plusieurs autres décapodes : témoins la FIG. **234** *a*, *b*, *c* qui provient de la *Dromia vulgaris*, p. 315 à 317.

Ainsi, avec l'âge, la caryocinèse peut passer insensiblement à la division directe. Il est possible qu'il en soit ainsi également suivant d'autres circonstances que l'on ne saurait encore déterminer.

D'un autre côté nous avons dit en parlant de l'*Astacus* que la caryoci-

(1) ZELLER : *Untersuch. üb. d. Fortpfl. u. Entwick. d... Opalinen*; Zeits. f. wiss. Zool. t. XIX, 1877.

nèse n'arrive pas tout d'un coup à son apogée. On y rencontre d'abord l'étranglement typique du noyau au sommet des cæcums; bientôt cependant la caryocinèse apparaît. Mais, à en juger par plusieurs de nos préparations, elle commence par être en quelque sorte rudimentaire; en effet les premières figures sont intérieures (FIG. 246 *x* et *y*), et elles sont beaucoup moins développées que ces belles couronnes qui vont leur succéder sans tarder (FIG. 246 *d*). On dirait que la caryocinèse s'essaye avant de se montrer dans tout son éclat.

3° *On découvre dans les noyaux en voie de division acinétique divers changements, ou mouvements, qui rappellent ceux de la caryocinèse.*

Il est vrai sans doute que dans une foule de cas les éléments du noyau ne subissent aucune modification sensible pendant la division acinétique; nous avons nous-même appelé plus d'une fois l'attention du lecteur sur cette immobilité apparente du noyau dans la première partie de ce mémoire. Mais cette immobilité n'est pas générale.

D'abord on peut voir dans le noyau une sorte de fuseau plastinien plus ou moins développé.

Qu'on nous permette de rappeler ici la FIG. 102 de notre *Biologie*, qui est si démonstrative à cause des dimensions mêmes des éléments qu'elle représente. Le fuseau de la vésicule germinative en voie d'étranglement saute aux yeux de l'observateur le moins attentif. Nous connaissons le fuseau de filaments parallèles qui relie les deux moitiés du noyau de l'aphrophore PL. I, FIG. 7*c*. De pareils filaments se voient entre les deux portions nucléinifères du noyau des vorticelles en division. BÜTSCHLI représente aussi, à notre avis, un fuseau très marqué dans un noyau de *Stylonichia mytilus* en voie d'étranglement pendant la conjugaison(1). Les FIG. II A, II B, IV et V de LAVDOWSKI (2), représentant la division directe des leucocytes, portent aussi l'indication du fuseau dont nous parlons, bien que l'auteur lui-même, à tort selon nous, ne voie dans les filaments qu'un étirement des nucléoles, c'est-à-dire, pour parler plus exactement, de la portion nucléinienne. Mais ce fuseau est bien plus frappant dans les noyaux des cellules musculaires de l'hydrophile; celui que nous représentons dans la FIG. 268 *b* simule, à s'y méprendre, un fuseau caryocinétique à son début.

Ensuite l'élément nucléinien subit lui-même des changements remarquables.

Ces changements se constatent aisément sur le noyau des infusoires qui,

(1) BÜTSCHLI ; l. c. PL. XII, FIG. 9.

(2) LAVDOWSKI : Virschow's Archiv, 1884, Heft I, PL. V.

on le sait, se divise généralement par étranglement. Au moment de la division le filament nucléinien s'y épaissit, sans doute en se raccourcissant; il devient plus visible et plus sensible au vert de méthyle, et ses anses s'orientent grossièrement en prenant une disposition parallèle. Bütschli (1) et Balbiani (2) ont déjà remarqué cette orientation, le premier sur le *Paramœcium bursaria*, les *Stylonichia*, etc., le second sur divers infusoires. Ces phénomènes nous ont frappé également chez les vorticelles en division (3). Pendant la contraction subite qu'éprouve d'abord leur noyau, le filament nucléinien s'épaissit notablement, et ses nombreuses circonvolutions s'ordonnent parallèlement à l'axe organique; en même temps il se colore intensément.

Dans tous les cas semblables il y a donc un certain mouvement qui se manifeste dans l'intimité du noyau, un commencement de cinèse, peut-on dire.

Mais ces mouvements sont parfois beaucoup plus accentués. Prenons pour exemple la *Spirochona gemmipara*, espèce sur laquelle nous avons fait quelques observations à la suite de R. Hertwig (4) et de Balbiani.

Le noyau de la *Spirochona* a ceci de remarquable que le filament nucléinien est localisé à l'un de ses pôles organiques, où il forme la portion granuleuse des auteurs précités (5); l'autre pôle est occupé par un nucléole mixte. En effet, ce nucléole est une masse plastino-albuminoïde renfermant une sphérule centrale de nucléine (6), et identique avec ceux de notre fig. **10**, Pl. I. Il n'est donc rien moins qu'une vacuole munie d'un nucléole, comme l'affirme Balbiani (7). Au moment de la division la partie plasmatique du nucléole se liquéfie; quant au module nucléinien, il reste en place, en se déroulant parfois, et il est incorporé à l'élément nucléinien. Bientôt, en effet, le boyau se déploie en envahissant peu à peu l'espace occupé par le nucléole, et se répand ainsi dans tout le noyau. Alors ses circonvolutions se parallèlisent, et prennent par conséquent une position rayonnante aux deux pôles. A ce moment le noyau présente exactement l'aspect de ceux des arthropodes aux premiers stades de la division, fig. **101**, **195** *a* par exemple, mais il s'allonge immédiatement et s'étrangle, en même temps que les anses parallèles se coupent à l'équateur et se retirent vers les pôles.

(1) Bütschli : l. c. Pl. IX, fig. 6, Pl. XI, fig. 1 et 2 et Pl. XV, fig. 5 et 6.

(2) Balbiani : *Leçons faites au Collége de France* ; Pellet., t. V, p. 359.

(3) *Biologie cellulaire*, fig. 62, 133, 69.

(4) R. Hertwig : Jenais. Zeitsch., t. XI, p. 149, 1877.

(5) Les granules de cette portion du noyau ne sont en effet que les renflements du mince filament nucléinien, dont les circonvolutions, à l'état de repos, sont d'ailleurs grossièrement orientées suivant l'axe du noyau.

(6) Balbiani a bien vu que cette masse centrale est formée de substance chromatique. (Pellet, t. V, p. 403). Nous ferons remarquer que ce nodule nucléinien manque dans certains noyaux; le nucléole devient alors un nucléole plasmatique ordinaire.

(7) Balbiani : Pellet, t. V, p. 402.

La portion médiane est alors exclusivement formée de caryoplasma qui se strie longitudinalement, et prend la forme d'un fuseau, au milieu duquel apparaît une plaque nucléaire. En s'étirant, cette portion finit par se rompre. Pendant que ces phénomènes s'exécutent, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard, l'enchylème nucléaire s'accumule insensiblement aux deux pôles pour y reformer les nucléoles des nouveaux noyaux. A mesure qu'il grandit, le nucléole repousse les anses nucléiniennes et les refoule vers l'autre pôle; il est probable que l'une ou l'autre portion de ces dernières est enrobée par le dépôt successif de plasma, et constitue le nodule central du nucléole(1). La division du noyau de la *Spirochona gemmipara* est donc des plus remarquables. Bien qu'elle se fasse par étranglement, de nombreux changements se manifestent au sein du noyau : le nucléole se dissout et se refait, la forme pelotonnée parallèle y est nettement dessinée, le fuseau se développe et porte même une plaque cellulaire(2); en définitive, si les anses parallèles, se rétractaient sur leur filament pour former une couronne équatoriale, avant de se couper transversalement en deux moités, on aurait affaire à une caryocinèse proprement dite. Cette différence elle-même s'efface chez d'autres protistes. Nous avons vu en effet au § IV de nos conclusions que, tout en restant intérieure, la caryocinèse est complète en plusieurs de ces êtres, et que l'on peut même y rencontrer la caryocinèse totale, c'est-à-dire la caryocinèse qui est accompagnée de la résolution de la membrane nucléaire.

Il résulte de ce court exposé que l'on rencontre dans les noyaux en division acinétique, toutes les modifications de la division cinétique, ou, en d'autres termes, que l'on trouve toutes les transitions entre l'étranglement le plus brutal et la caryocinèse la plus parfaite.

Enfin il est un dernier rapprochement que l'on peut établir entre les deux modes de division :

4° *Ils ont*, avons-nous dit, *la même valeur morphologique et physiologique.*

En effet ils peuvent se remplacer mutuellement, même lorsqu'on les considère dans ce qu'ils ont de plus typique. Pendant le développement de l'hydrophile, il est des cellules qui se multiplient par voie directe, et dont cependant les destinées ne paraissent nullement compromises. Cette substitution est surtout frappante pendant l'évolution des cellules

---

(1) On voit que notre description diffère notablement de celle des auteurs précités ; nous ne nous arrêterons pas sur ces différences, notre but étant uniquement de montrer les modifications que peut subir un noyau en voie d'étranglement.

(2) Voir plus haut, p. 373.

spermatiques des arthropodes. Si les cellules se multiplient généralement par caryocinèse chez les insectes, les arachnides et les myriapodes, il n'en est pas toujours de même chez les crustacés. Chez ces derniers, en effet, les deux modes de division peuvent se mêler ou alterner, et c'est tantôt l'un, tantôt l'autre qui acquiert la prédominance. Le lecteur se rappelle ce que nous avons dit à ce sujet aux p. 222 et 228. Cependant, quel que soit le mode employé, les cellules possèdent rigoureusement la même valeur morphologique et physiologique. Les cellules spermatiques des *Oniscus*, des *Idotea* et autres édriophthalmes, certaines cellules des pagures, des dromies et autres décapodes, donnent naissance à des spermatozoïdes parfaitement conformés, et doués sans doute du pouvoir de fécondation, tout aussi bien que celles qui doivent leur naissance à une caryocinèse typique. A ce nouveau point de vue la division cinétique et la division acinétique sont donc aussi identiques.

But de la caryocinèse.

Nous prévoyons une objection. S'il en est ainsi, nous dira-t-on, à quoi bon la caryocinèse? Pourquoi ces évolutions multiples des bâtonnets? Pourquoi cette transformation du caryoplasma en fuseau, cette production des asters et des corpuscules polaires? puisqu'un simple étranglément eût joué le même rôle, et produit les mêmes effets. Ne faut-il donc voir dans cette série de mouvements compliqués qu'un jeu puéril de la nature, sans but comme sans portée?

Loin de nous la pensée de tirer une pareille conclusion des données précédentes; un phénomène aussi considérable que la cinèse doit avoir sa raison d'être.

Le but de la division cinétique nous paraît multiple :

a) Elle rend plus facilement et plus sûrement la cellule dicentrique;

b) Elle assure le partage de l'élément nucléinien en deux portions égales;

c) Elle rend possible la régénération totale du noyau;

d) Elle enrichit le protoplasme en plastine.

Un mot sur chacune de ces utilités de la caryocinèse, auxquelles nous avons déjà du reste touché antérieurement.

a) Certes, la division acinétique peut rendre la cellule dicentrique quand les deux moitiés du noyau s'éloignent considérablement l'une de l'autre par l'étirement du col qui les réunit, *d* et ę FIG. 7, PL. I; mais il n'en est plus de même lorsque, ce qui est fréquent, les deux moitiés restent contiguës. Elles s'éloignent alors lentement, et séparément, chacune de

son côté; elles n'agissent donc plus sur le réticulum avec ensemble, ni dans une direction déterminée, pour le refouler d'une manière régulière sur deux points opposés, d'où il peut s'irradier autour du noyau, centre des nouvelles cellules.

Pendant la caryocinèse cette disposition radiale du réticulum se marque tout naturellement aux endroits voulus. Elle est produite par les asters (1), toujours situés aux extrémités du fuseau et près des pôles, à l'endroit où les noyaux se reconstituent. Ceux-ci se trouvent donc placés, pour ainsi dire nécessairement, dans le voisinage immédiat ou même au centre des rayons, c'est-à-dire au centre du réticulum des nouvelles cellules.

b) L'égalité du partage du filament nucléinien n'est pas assurée par la segmentation acinétique. Pour qu'elle le fût, il serait d'abord nécessaire que le noyau s'étranglât toujours rigoureusement à l'équateur. Or, si ce cas se présente, on rencontre bien plus communément des noyaux qui se divisent en portions très inégales et irrégulières. Il faudrait supposer en outre que l'étranglement coupe le boyau tortillé en deux portions identiques. On conçoit que cette condition ne se réalise que fortuitement. Il en est tout autrement dans la caryocinèse. Tous les phénomènes qui concernent le boyau semblent avoir pour but unique de rendre les deux moitiés nucléiniennes aussi égales que possible. Le boyau se scinde en tronçons pairs et d'égale longueur, ils se porte ensuite à l'équateur pour qu'ils puissent s'y partager en deux lots égaux : soit en descendant alternativement vers chaque pôle, soit en se divisant transversalement ou longitudinalement en deux moitiés, dont chacune est destinée à un pôle différent et, par conséquent, à un noyau différent. Sans la scission de la forme pelotonnée et sans l'accumulation de tous les bâtonnets à l'équateur, un partage aussi rigoureux serait difficile, pour ne pas dire impossible. C'est dans ce partage même qu'il faut chercher la raison d'être de toutes les figures caryocinétiques; les filaments du fuseau ne sont eux-mêmes que les fils conducteurs des bâtonnets, réglant leur marche et permettant à chacun d'eux d'arriver sûrement à destination. Mécanisme merveilleux dans un atome!... pour assurer l'égalité des nouveaux noyaux et, à parler d'une manière générale, des nouvelles cellules.

Le boyau possède une certaine autonomie; il peut se multiplier au même titre que le noyau et la cellule. C'est la division longitudinale qui opère cette multiplication, car elle seule donne naissance à deux boyaux parfaitement

(1) Lorsque les asters ne sont pas dessinés, il convient d'admettre également que le réticulum est modifié de la même manière, ne fût-ce que par l'expansion du fuseau qui doit y produire à elle seule, et mécaniquement, les mêmes modifications qur chez l'aphrophore, ♂ et ♀ FIG. 7.

égaux et semblables au premier. Or, on concevrait difficilement que le boyau enrobé dans le stroma plastinien, puisse se segmenter d'un coup et uniformément dans toute sa longueur. Et puis, à quoi servirait cette division, les deux moitiés ne pouvant dans ces conditions se dégager l'une de l'autre? Aussi n'a-t-elle jamais été observée pendant la période de repos. La cinèse obvie à ces inconvénients. Mais pour obtenir tout son effet la division doit s'achever à l'équateur, c'est-à-dire dans la couronne. C'est alors seulement que les moitiés correspondantes de chaque bâtonnet (1) peuvent se rendre à un pôle, et s'y souder pour reconstituer deux nouveaux noyaux identiques à ceux que l'on obtiendrait par la simple division du boyau tout entier en deux moitiés continues, et destinées chacune à un noyau différent. L'avantage de cette segmentation particulière est patent: il partage le boyau en deux portions rigoureusement égales, beaucoup plus égales que lors de la dislocation sans division, ou même de la division transversale, car, dans ces deux modes, les bâtonnets qui se rendent à chaque pôle pouvant avoir des longueurs différentes, les noyaux qui en résultent ne sont pas nécessairement égaux. A ce point de vue on peut dire que la division longitudinale équatoriale représente le point culminant de la division cinétique. Mais le but de la cinèse, c'est-à-dire le partage égal de l'élément nucléinien, est suffisamment assuré par la division transversale et même par la dislocation pure et simple de la couronne, pour qu'on ne puisse affirmer que la division longitudinale est un phénomène nécessaire, et par conséquent d'une existence générale. Quoi qu'il en soit, la caryocinèse, envisagée dans son ensemble, présente cet immense avantage qu'elle détermine le partage du boyau en deux portions égales, et par suite celui du noyau et de la cellule-mère en deux éléments identiques. Chose très importante pour assurer la marche régulière du développement embryonnaire, et la formation normale des tissus et des organes.

c. La régénération du noyau a été décrite précédemment. Dans la caryocinèse typique il n'y a qu'un seul élément du noyau qui se maintient, c'est l'élément nucléinien; tous les autres, membrane et caryoplasma, disparaissent dans le fuseau, et finalement dans le cytoplasme. Il en est de même de tous les principes chimiques de désassimilation et autres qu'il pourrait renfermer, et qui nuiraient peut-être à son fonctionnement. L'élément nucléinien prend lui-même aux pôles tous éléments nouveaux, le noyau est donc régénéré.

Cette régénération n'est assurée et ne peut se faire promptement que dans la caryocinèse totale. Lorsque celle-ci est incomplète, ou que le noyau

(1) C'est à Heuser, (Bot. Centralblatt, 1884, n° 1 à 5) que revient le mérite d'avoir constaté ce fait, que chacune des moitiés se rend à un pôle différent.

se divise par caryosténose, elle est en effet beaucoup plus difficile, car alors le noyau ne se nourrit, et ne déverse ses produits que par voie d'échanges osmotiques. Il en résulte que la vitalité du noyau doit être plus grande après a cinèse parfaite qu'après les autres modes de division.

d. Enfin la cinèse totale enrichit le protoplasme en plastine.

En effet le fuseau devient alors une partie constituante du réticulum des nouvelles cellules, p. 385. Ce fait nous paraît certain.

N'y aurait-il pas lieu en outre de se demander si le noyau ne possède pas, parmi ses fonctions, celle de concourir à l'élaboration des substances plastiniennes.

Nous nous sommes déjà posé ailleurs cette question(1). La nucléine soluble de MIESCHER, écrivions-nous, ne se transformerait-elle pas en nucléine insoluble, qui présente tant d'analogie avec la plastine de REINKE et avec les substances élastiques? et nous avons mentionné quelques faits qui semblent plaider en faveur d'une réponse affirmative. Nous avons en même temps appelé l'attention (2) sur ce fait assez singulier, qu'il est impossible de déceler par les réactifs la présence de la nucléine sur les spermatozoïdes de *Lithobius*, aussitôt après leur formation, et, un peu plus tard, sur ceux de divers insectes. La nucléine pourrait bien aussi subir une transformation dans le nucléole des œufs pendant leur développement. Cependant, malgré les nombreuses expériences que nous avons faites à l'aide de digestions artificielles et de dissolvants de la nucléine, nous ne sommes pas encore à même de nous prononcer catégoriquement sur ce point délicat (3).

---

(1) *Biologie*, p. 208—210.

(2) *Biologie*, 227.

(3) Ces expériences sont accompagnées de grandes difficultés. A parler d'une manière très générale, il n'est pas difficile de s'assurer que la liqueur digestive articielle fait disparaître une portion variable du nucléole de divers œufs, ni de constater que tous les dissolvants de la nucléine en enlèvent, à leur tour, une portion notable, voire même la totalité, soit avant, soit après la digestion. Le résidu laissé en place par les dissolvants de la nucléine est plus ou moins abondant, plus ou moins granuleux et fibrillaire, et souvent entouré d'une membranule résistante. Mais d'où vient ce résidu? d'où vient la portion qui se digère? Voilà le point difficile à élucider.

Nous avons vu en effet, p. 203 et 204, 207 et 208, que les nucléoles des œufs représentent l'élément nucléinien, souvent modifié dans sa forme et sa distribution à l'intérieur du noyau; les nucléoles plasmatiques véritables sont aussi rares dans les œufs que dans les cellules testiculaires (p. 207). Suivant les particularités que présente leur mode de formation (p. 203, etc), on devra y retrouver des débris, des tronçons de l'étui plastinien, ou le boyau tout entier. En outre une portion, plus ou moins notable du caryoplasma pourra s'y trouver enrobée, ou enclavée entre les anses. Ensuite ces nucléoles, lorsqu'ils s'entourent d'une membrane, représentent des noyaux en miniature, ou des nucléoles-noyaux semblables à ceux des lithobies; ils pourraient donc absorber du plasma extérieure, ou, peut-être même, en élaborer.

Enfin il n'est pas aisé de s'assurer si la quantité de nucléine diminue dans les nucléoles après leur achèvement. Elle ne nous semble pas augmenter, mais nous n'oserions encore affirmer qu'elle diminue d'une manière sensible. Nous pourrons revenir sur ces détails, lorsque nos expériences seront terminées.

Remarquons d'ailleurs que la transformation de la nucléine soluble en nucléine insoluble ne peut se faire par simple changement isomérique, ou par simple déshydratation, car les substances protéiques réfractaires ont une composition beaucoup plus simple que la nucléine, et ne renferment pas de phosphore. Un dédoublement doit donc intervenir. D'après KOSSEL(1), la nucléine extraite des tissus se scinderait en substances protéiques, acide phosphorique et hypoxanthine. Malheureusement la nature chimique de ces substances protéiques ne nous paraît pas avoir été suffisamment élucidée par ce chimiste. Peut-être se trouve-t-il parmi elles des albuminoïdes particuliers, destinés à fournir directement la plastine. Mais nous admettrions plus volontiers qu'elles sont accompagnées d'un ferment particulier au noyau, destiné à les transformer, ainsi que les albuminoïdes ordinaires de la cellule, en substances plastiniennes. C'est d'un semblable ferment que nous avons voulu parler aux divers endroits de ce mémoire, où il a été question de la fusion des granules albuminoïdes du noyau ou du protoplasme, et de leur transformation en corps hyalins et plus réfractaires, soit à l'état quiescent, soit surtout à l'état cinétique.

On peut admettre, en effet, qu'un dédoublement analogue à celui dont parle KOSSEL se fait naturellement dans le boyau, car il paraîtrait assez extraordinaire que l'élément nucléinien, dont l'importance est si grande, ne fût pas soumis à la désassimilation, aussi bien que les autres éléments organisés de la cellule, quoique peut-être cette désassimilation se fasse avec plus de lenteur(2). Il ne serait donc pas impossible que le noyau au repos ou en caryosténose déversât dans le cytoplasme, à travers sa membrane, un ferment capable de produire de la plastine, de nourrir et de fortifier le réticulum. Mais rien, dans les cellules ordinaires(3), n'indique cette action d'une manière sensible. On peut admettre que la plus grande quantité de ce ferment s'accumule plutôt dans le noyau jusqu'à la cinèse. Pendant la caryocinèse intérieure, les échanges sont déjà plus faciles, surtout aux pôles, parce que la membrane nucléaire s'imbibe et se ramollit; l'influence

---

(1) KOSSEL : *Untersuch. üb. die Nucleine u. ihre Spaltungsprod.*; Strasb., 1881.

(2) Les expériences de KOSSEL sur des animaux affamés (Zeits. f. phys. Chemie, t VII, 1883), et celles de ZACHARIAS sur les feuilles automnales (Bot. Zeit 1883, p. 215), semblent indiquer que la quantité de nucléine varie peu dans ces circonstances. On pourrait peut-être conclure de là quelle est moins sujette que les albuminoïdes à se dédoubler, ou à se désassimiler; cependant pour que cette conclusion fût légitime, il faudrait prouver qu'elle ne se reforme pas constamment à l'aide des albuminoïdes, etc. du protoplasme.

(3) Il n'en est peut-être pas de même dans toutes les cellules. Ainsi c'est à l'action d'un ferment semblable que nous sommes enclin à attribuer la transformation des albuminoïdes en plastine dans les cellules spermatiques pendant l'élaboration du spermatozoïde. En effet, lorsque celui-ci est achevé, il est pour ainsi dire formé exclusivement, dans la grande majorité des cas du moins, de substances plastiniennes (queue, cils, enveloppe de la tête), et de nucléine (intérieur de la tête), ainsi que nous l'avons dit dans notre *Biologie*, p. 225 et 226.

du ferment se marque par la production des asters et des corpuscules polaires, ainsi que cela a lieu par exemple chez l'écrevisse FIG. 246 *x* et *y*, dans ces sortes de divisions. Mais c'est surtout pendant la cinèse totale, après la résolution de la membrane nucléaire, que cette action peut se faire sentir dans le cytoplasme comme à l'intérieur du noyau; nous avons vu en effet que la quantité de plastine augmente dans le fuseau des cellules végétales et animales (1), par la transformation des granules cytoplasmatiques qui y pénètrent, et que la cellule dans son ensemble, ou du moins sur une zone variable d'étendue à partir du fuseau, devient souvent plus hyaline et plus homogène. Nous admettrions sans peine qu'il se forme alors dans le cytoplasme des substances destinées à devenir de la plastine, soit directement, soit après avoir été incorporées aux asters p. 366, et à contribuer ainsi à la formation du réticulum des nouvelles cellules. A ce point de vue encore la caryocinèse totale serait d'une grande utilité, car n'oublions pas que le réticulum joue un rôle essentiel, et que par conséquent les cellules-filles doivent en être abondamment pourvues sous peine de dégénérer.

Tels sont, à notre avis les divers avantages de la caryocinèse. Ils sont considérables; l'emploi fréquent de ce mode de caryocinèse ne doit donc pas nous étonner. La perfection de la division est atteinte dans la mesure suivant laquelle ces avantages sont réalisés. La caryocinèse totale l'emporte sur la caryocinèse intérieure, parce que l'influence du noyau peut se faire sentir plus largement sur le cytoplasme, et que le noyau peut se régénérer. Celle-ci l'emporte à son tour sur la caryosténose; en effet, grâce aux figures caryocinétiques, le partage de l'élément nucléinien en deux portions égales est assuré, comme dans la caryocinèse totale. Quant à la caryocinèse en elle-même elle est d'autant plus parfaite que les nouveaux centres sont plus achevés, c'est-à-dire en dernière analyse et pour parler d'une manière très générale, que les asters sont plus développés et mieux ordonnés par rapport aux nouveaux noyaux. Elle est d'autant plus parfaite surtout que l'égalité des deux portions nucléiniennes est obtenue plus rigoureusement. Toutes choses égales d'ailleurs, la cinèse accompagnée de division longitudinale équatoriale représente certainement le degré le plus élevé de la division.

---

(1) Le lecteur se rappelle la note (2) de la p. 197, qui a trait à la plastine. Nous ne prétendons pas d'ailleurs que tout le fuseau est formé par des plastines. D'abord nous ignorons si le plasma interposé aux filaments renferme de ces substances, ou des corps qui peuvent leur donner naissance. Ensuite il se peut que les filaments eux-mêmes contiennent d'autres principes à côté d'elles. Mais, lorsqu'on met à digérer des cellules d'arthropodes en division, le fuseau se maintient, en général, au même titre que les asters. Après 12 heures de digestion, à la température de 40°, ceux de l'*Astacus*, par exemple, demeurent aussi visibles qu'auparavant, sur des préparations entières, préalablement fixées par l'acide osmique pour empêcher la dislocation des éléments. On se souvient sans doute que le fuseau s'étaitc onservé aussi bien que les asters dans les cellules de pagure qui auraient subi une autodigestion, FIG. 245 *g* et *g'*. Nous reprendrons sous peu ce sujet dans le second fascicule de la *Biologie*.

II. Plasmodiérèse.

Les phénomènes de la plasmodiérèse sont encore moins différents dans les deux modes de division que ceux de la caryodiérèse.

1° Nous avons vu p. 229, FIG. **7**, PL. I, que l'étranglement du noyau peut déterminer, tout aussi bien que les asters de la caryocinèse, la production de nouveaux centres dans le cytoplasme, qu'il peut rendre par conséquent la cellule dicentrique.

2° Quant à la division même du cytoplasme, elle se fait lors de la division directe, tantôt par étranglement, tantôt à l'aide d'une plaque cellulaire, totale ou partielle, et cela dans les deux règnes p. 226 à 230, 237 à 244, FIG. **269** à **290**; elle est donc de tous points identique à celle qui se fait à la suite de la caryocinèse p. 375 à 390. Sans avoir assisté à la division préalable du noyau, il serait de toute impossibilité de dire quelle sorte de plasmodiérèse on a sous les yeux.

Ces faits nombreux preuvent surabordamment notre thèse : il n'y a aucune différence *essentielle* entre les deux sortes de division. La division cinétique et la division acinétique sont deux modes d'un même processus général, de la *cytodiérèse*.

III. Cytodiérèse.

En effet, si l'on juge utile d'employer un mot particulier pour désigner la division en général, le mot *cytodiérèse*, proposé par HENNEGUY (1), nous paraît heureusement choisi. Pour être conséquent, il fallait trouver des expressions correspondantes pour désigner la division du noyau et la division du protoplasme; c'est pourquoi nous nous sommes permis d'employer dans ce mémoire les mots *caryodiérèse* et *plasmodiérèse*, qui s'indiquaient d'eux mêmes, et se comprennent sans peine, pour marquer les deux phénomènes distincts et indépendants de la cytodiérèse.

1° La *caryodiérèse* est complexe et variable dans ses allures. Convient-il de donner un nom aux diverses modifications qu'elle présente? Il semble que non. Car où s'arrêter si l'on entre dans cette voie? Et puis à quoi bon cette multiplicité de termes techniques qui, ne s'appliquant généralement qu'au cas particulier étudié par leur inventeur, tombent aussitôt en désuétude? Ils ne font qu'encombrer la littérature scientifique. Le langage ordinaire suffit pour désigner toutes les nuances qui seront remarquées. Il convient tout au plus de nommer les principales étapes, les grandes modalités du phénomène.

(1) HENNEGUY : *Note sur la div. cellul., ou cytodiérèse*; Congrès de la Rochelle, 1882, tiré à part, p. 6.

On s'est servi jusqu'ici des termes : *division indirecte* et *division directe*, proposés par Flemming pour désigner les deux types présumés des caryodiérèse : la division avec figures caryocinétiques et la division par étranglement. Ces termes nous paraissent aujourd'hui fautifs, ou du moins mal définis, car, nous l'avons vu, il existe toute une catégorie de divisions cinétiques qui s'accompagnent d'un étranglement véritable; ces sortes de divisions seraient donc à la fois directes et indirectes, c'est-à-dire que ces termes perdent ici toute signification. Pour continuer à s'en servir, il faut en fixer le sens d'une manière plus précise, en restreignant la portée du terme : *division directe.* Il faudrait l'appliquer seulement, comme nous l'avons fait généralement dans ce mémoire, aux divisions par *simple* étranglement, c'est-à-dire aux divisions qui ne sont accompagnées d'aucune modification intérieure du noyau. La division indirecte comprendrait alors toutes les divisions cinétiques *avec*, aussi bien que *sans* étranglement final du noyau. Ne serait-il pas plus simple et plus élégant de dire : *division cinétique* et *division acinétique cinèse* ou *sténose?* Ces expressions auraient en outre le mérite de n'exiger plus de définition pour être comprises.

Le mot *caryocinèse*, créé par Schleicher, nous paraît bien choisi pour désigner la *division cinétique* du noyau; il cadre parfaitement avec le terme plus général de caryodiérèse. Si l'on désirait user d'un terme technique correspondant pour marquer la *division acinétique* du noyau, on pourrait se servir convenablement du mot *caryosténose* ou *caryensténose*, qui signifie étranglement pur et simple.

La caryodiérèse comprendrait donc deux termes : la caryocinèse et la caryosténose.

Cette distinction générale ne suffit plus aux besoins du langage scientifique. Il conviendrait, selon nous, de marquer d'une manière spéciale deux étapes dans la caryocinèse : la caryocinèse *totale*, et la caryocinèse *partielle* ou *intérieure.*

En effet, parmi les nombreuses modifications qui se remarquent dans la caryocinèse, envisagée d'une façon générale, il en est une qui nous paraît beaucoup plus importante que les autres : nous voulons parler du maintien ou de la disparition de la membrane nucléaire. Car le maintien de la membrane entraîne des conséquences considérables, et imprime à la caryocinèse un cachet particulier.

En effet : *a)* Les figures caryocinétiques dérivent alors exclusivement du noyau. *b)* Les deux nouveaux noyaux se forment par étranglement; la membrane nucléaire s'infléchit à l'équateur, et le sillon qui en résulte coupe la figure en deux moitiés sensiblement égales, avec ou sans étirement préalable

de la partie étranglée. *c)* Il en résulte que la membrane du noyau primitif entoure maintenant les nouveaux noyaux, et que le caryoplasma de ceux-ci, dérive exclusivement du caryoplasma de l'ancien, en ce sens du moins, que, n'ayant jamais été en communication directe avec le cytoplasme, les échanges avec ce dernier n'ont pu avoir lieu qu'avec le concours de l'osmose. *d)* En outre le caryoplasma des jeunes noyaux représente la totalité du caryoplasma qui est entré en division; aucune portion n'ayant pu, à aucun moment, être abandonnée au protoplasme cellulaire.

Au contraire, lorsque la membrane nucléaire entre en résolution, le noyau, tout en maintenant son autonomie et son indépendance, peut puiser largement dans la cellule; les nouveaux noyaux s'élaborent de toutes pièces aux extrémités du fuseau, en grande partie aux dépens du cytoplasme, et s'entourent d'une membrane neuve; enfin la majeure partie du fuseau, et par conséquent de caryoplasma ancien, est déversée dans le protoplasme pour l'enrichir en plastine. Il y a donc une différence bien caractérisée entre les deux types de caryocinèse, malgré les transitions qui les relient. Il est évident d'ailleurs, comme nous l'avons fait remarquer tout à l'heure, que la caryocinèse acquiert seulement tout son épanouissement lorsque la membrane disparaît. Car c'est alors seulement que *tous* les éléments nucléaires entrent en cinèse, et que le noyau se régénère totalement, en permettant au boyau nucléinien, qui lui persiste toujours, de vivre dans un nouveau milieu.

A tous les points de vue la caryocinèse est alors *totale* ou *parfaite*.

Lorsque la membrane persiste et que le noyau s'étrangle, elle porte des marques évidentes d'infériorité; elle n'est plus que *partielle* ou *imparfaite*.

Ainsi la caryodiérèse comprendrait la caryocinèse et la caryosténose; la caryocinèse à son tour se diviserait en caryocinèse totale, et en caryocinèse partielle ou intérieure. La caryocinèse totale représente le point le plus élevé de la caryodiérèse; la caryosténose, le degré inférieur. Entre ces deux termes extrêmes viennent s'échelonner une foule de caryocinèses incomplètes qui les relient sans transition brusque. L'étranglement qui se fait dans la caryocinèse partielle établit une liaison étroite entre ce mode et la caryosténose, et les figures qu'on y voit la rapprochent de la caryocinèse totale, qui est sujette elle-même à tant de variations et de dégradations. Dans ce processus intermédiaire les deux termes extrêmes sont pour ainsi dire réunis et confondus.

2° Quant à la *plasmodiérèse*, nous savons qu'elle est identique dans les deux modes de division. Les termes de plasmodiérèse cinétique et acinétique, dont nous nous sommes servi, ne peuvent donc avoir qu'une signification :

celle de marquer la division du protoplasme *consécutive* à la caryocinèse ou à la caryosténose. Ces termes suffisent. Ils expriment aussi bien le phénomène que les termes de *plasmocinèse* et de *plasmosténose* que l'on pourrait employer dans le même sens.

Nous avons jugé inutile également d'user de termes techniques pour marquer les divers procédés de la plasmodiérèse. Nous nous sommes contenté de dire qu'elle se fait à l'aide d'un étranglement, d'une plaque, ou des deux à la fois; cependant nous aimons à croire que notre récit n'a rien perdu en précision ni en clarté.

Nous sommes arrivé à la fin de ce mémoire. Notre travail a été laborieux; plaise à Dieu qu'il soit aussi fructueux. Nous pouvons nous rendre ce témoignage que nous n'avons épargné ni temps, ni soins, ni peine pour le rendre digne de la science à laquelle nous nous sommes consacré. Trop heureux s'il peut contribuer dans la moindre mesure à faire progresser la connaissance de la cellule! Il remplira le double but que nous sommes proposé en l'écrivant :

Approfondir davantage l'étude du noyau, à l'état cinétique comme à l'état quiescent;

Faire tomber la dernière barrière qui se dressait encore entre la cellule animale et la cellule végétale, en démontrant que la plasmodiérèse est identique dans les deux règnes.

EXPLICATION DES PLANCHES

Sauf indication contraire, les figures ont été prises sur des préparations fraîches, traitées par le vert de méthyle et exposées aux vapeurs d'acide osmique, p. 212.

Les dessins ont été exécutés, autant que possible, à la chambre claire, et achevés, au besoin, la préparation sous les yeux.

Les figures dont le grossissement n'est pas indiqué, ont été dessinées avec l'objectif 1/18 *et l'oculaire* 4 *de Zeiss.*

PLANCHE I.

FIG. **1**. Noyau d'une grande cellule testiculaire de l'*Oniscus asellus*, commençant à s'étrangler. — Gr. G. 3.

FIG. **2**. Cellule semblable, légèrement digérée, montrant la progression de l'étranglement et la direction parallèle des anses du col.

FIG. **3**. Cellule où l'étranglement du noyau est achevé.

Dans les fig. **2** et **3**, le protoplasme lui-même entre en division; le sillon est inégalement développé; il n'y a pas de plaque cellulaire.

FIG. **4**. Noyaux en étranglement des petites cellules du même animal; le sillon est égal ou inégal. — Gr. 1/12, 2.

FIG. **5**. Deux de ces cellules en voie de segmentation, sans le concours d'une plaque cellulaire.

FIG. **6**. Noyau en division de l'*Opalina ranarum* : *a* et *b*, avec figures caryocinétiques intérieures, la membrane nucléaire ayant persisté; *c* et *d*, par simple étranglement, avec ou sans col d'étirement. — Gr. G. 2.

FIG. **7**. Portion intermédiaire du tube de Malpighi de l'*Aphrophora spumaria*; *a*, *b*, *c*, *d*, ♀ marquent les diverses étapes de l'étranglement du noyau. En *f*, on aperçoit une espèce de fuseau, reliant les deux masses nucléiniennes. On voit sur les trois cellules supérieures, débarrassées de leurs granules pour mieux indiquer leur réticulum, comment la cellule devient dicentrique; ♀, étranglement du cytoplasme. Les cellules *a* et *c*, dessinées sur le vivant. — Gr. G. 3.

FIG. **8**. Portion inférieure du même tube; *b* et *c* marquent l'étranglement du noyau. Les sphérules grisaillées des noyaux représentent les nucléoles plasmatiques — Gr. G. 3.

FIG. **9**. Cellules de l'épithélium intestinal du même animal : *a* et *b*, étranglement du noyau; ♀ en *c*, étranglement du cytoplasme en voie de s'achever; *np*, nucléoles plasmatiques. Les noyaux de cette figure et, par conséquent, le filament nucléinien sont vus en coupe optique équatoriale. — Gr. G. 3.

FIG. 10. Capsule ovarique de la *Gryllotalpa vulgaris*; *b*, *b'*, *c*, *d*, diverses étapes de l'étranglement du noyau; en *e*, le sillon *ç* coupe le noyau en deux portions très inégales. Les nucléoles *nm* sont des nucléoles mixtes; ils se divisent en même temps que le noyau s'étrangle *b*, *f*, *x*, *y*, *z*, — Gr. F, 1.

FIG. 11. Cellule et noyau en segmentation, provenant de la plaque ventrale de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus*; les deux sillons séparateurs y sont nettement marqués, et sont concomitants. — Gr. G. 1/12, 4.

FIG. 12 et **13.** Noyaux du *Lithobius forficatus*, dans lesquels le nucléole-noyau se segmente, avec ou sans col étiré. — Gr. G. 2.

FIG. 14. Noyau du même animal : *nn*, nucléole-noyau avec son boyau nucléinien : — *np*, nucléoles plasmatiques en voie de formation aux dépens du caryoplasma. — Gr. G. 2.

PLANCHE II. Orthoptères, Pseudonévroptères.

Fig. **15** à **37** : *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor*.

FIG. 15. Cellule testiculaire au repos; on y voit la réticulum plasmatique, et le boyau nucléinien continu.

FIG. 16 et **17.** Formation et achèvement de la forme pelotonnée.

FIG. 18. Scission de cette forme en bâtonnets éparpillés.

FIG. 19, 20 et **23.** Les bâtonnets se mettent en mouvement, en se retirant des pôles et en se portant dans la zone équatoriale, où ils se disposent plus ou moins radialement.

FIG. 24. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés en dedans, vue de profil; les filaments achromatiques sont ininterrompus à l'équateur, et ils passent dans l'angle formé par les deux branches des bâtonnets.

FIG. 25. La même couronne vue par les pôles; on y compte 14 bâtonnets disposés sur un cercle périphérique.

Les filaments réticulés, visibles dans les fig. **17**, **18**, **19** et **20**, s'ordonnent en fuseau dans les fig. **21** et **22**.

FIG. 21. Noyau dégagé du cytoplasme par l'aiguille. Sa membrane est conservée, le fuseau intérieur y est marqué aux extrémités; les bâtonnets y sont à peu près au stade de la fig. **23**.

FIG. 22. Le noyau s'allonge par l'un de ses pôles, où la membrane nucléaire a disparu; les grannules cytoplasmatiques pénètrent dans le noyau le long des filaments; les asters commencent à se montrer.

FIG. 26, 27, 28 et **29.** Les bâtonnets de la couronne, déjà en mouvement dans la fig. **24**, sont maintenant disposés en deux groupes qui s'acheminent vers les pôles, soit la courbure, soit la pointe en avant; leur nombre dans chaque groupe, et à chaque pôle, est de moitié moindre qu'à l'équateur.

FIG. 30. Les bâtonnets s'ordonnent en couronne.

FIG. 31. Couronne polaire vue de face; elle n'a que 8 bâtonnets, c'est-à-dire environ la moitié de ceux de la couronne de la fig. **25**.

FIG. 32. Cellule en segmentation. L'étranglement arrive à la plaque nucléaire *pn*, la comprime et la repousse devant lui. En *an*, la couronne existe encore; les granules qui

ont fait irruption dans le fuseau se fusionnent autour d'elle. En *bn*, le boyau nucléinien et le noyau sont reconstitués; la membrane nucléaire a coupé les filaments du fuseau et enrobé une portion notable de cytoplasme.

FIG. **33**. Cellule en division : *pn*, plaque fusoriale; *pc*, plaque cytoplasmatique, φ étranglement intérieur. Les deux plaques sont dédoublées. Les couronnes existent encore; les granules cytoplasmatiques se sont portés aux extrémités du fuseau.

FIG. **34** à **36**. Elles proviennent d'autres cystes que les précédentes. Formation de la couronne à bâtonnets droits; les diverses phases correspondent exactement aux précédentes. Dans la fig. **35**, le fuseau est visible au pôle qui s'est étiré; l'aster supérieur est formé, l'inférieur est à son début.

FIG. **38**. Les bâtonnets de la couronne de la fig. **36** *b* se sont retirés, moitié par moitié, vers les pôles.

FIG **37** *a* et *b*, provenant d'autres cystes du *Stenobothrus*. A en juger par le nombre de bâtonnets,— ceux de l'hémisphère supérieur ont été seuls dessinés, — la division longitudinale s'est effectuée à l'équateur, car il y a 14 à 16 bâtonnets dans chaque groupe descendant. — Gr. 1/18, 2.

Fig. **39** à **44**; *Ædipoda cœrulea.*

FIG. **39**. Les bâtonnets de la couronne s'ordonnent en deux groupes latéraux.

FIG. **40, 41** et **42**. Ces groupes s'éloignent considérablement l'un de l'autre dans une direction perpendiculaire à l'axe organique, qui est indiqué par les asters.

FIG. **43**. Les filaments se sont rectifiés et forment un faisceau central, comme dans la caryocinèse habituelle; un des asters est encore visible.

Il est possible que la division longitudinale a eu lieu à l'équateur pour les fig. **42** et **43**, où les bâtonnets sont très nombreux.

FIG. **44** et **45**. Le fuseau s'est tellement allongé qu'il a dû se recourber dans la cellule. La plaque *pn* commence à se marquer dans la fig. **44**, et s'achève dans la fig. **45**. Le nombre et la minceur des bâtonnets accusent une division longitudinale. Dans la fig. **45** le boyau et le noyau sont reconstitués.

Fig. **46** à **48** : *Acridium lineola.* — G. 1/18,2.

FIG. **46**. A l'issue de la forme pelotonnée, les bâtonnets sont déjà bifurqués.

FIG. **47** *a*. Couronne équatoriale formée par ces bâtonnets; ils étaient au nombre de 14.

FIG. **47** *b*. Dislocation de la couronne et retour vers les pôles; chaque groupe n'a que 6 bâtonnets, la moitié du nombre précédent.

FIG. **48** *a*. Division longitudinale des bâtonnets de la couronne équatoriale; les moitiés de chaque bâtonnet se dirigent chacune vers un pole.

FIG. **48** *b*. Les 5 bâtonnets de la couronne polaire supérieure sont divisés; tandis que ceux de la couronne inférieure ne le sont pas encore.

Fig. **49** à **55** : *Forficula auricularia.*

FIG. **49**. Scission progressive de la forme pelotonnée dans une cellule binucléée.

FIG. **50**. La scission est presque achevée; les bâtonnets se raccourcissent en s'épaississant.

FIG. **51**. Les bâtonnets ont acquis leur forme définitive.

FIG. **52***a* et **53**. En *c* de la fig. **52***a*, la couronne équatoriale, à bâtonnets recourbés. Cette couronne est vue de face dans la fig. **53**; les bâtonnets y sont tous disposés en cercle régulier comme dans la fig. **25**. On a représenté un aster en projection sur la couronne.

FIG. **52** *a*. En *d*, la nucléine déserte le centre des bâtonnets; ceux-ci s'étranglent ensuite longitudinalement, comme l'indiquent les lobules de leurs extrémités sur la figure suivante.

FIG. **52** *b*. Les bâtonnets sont en division longitudinale (p. 266).

FIG. **54**. Cyste à scission parallèle *a* et *b*, et à couronnes à bâtonnets recourbés en dedans *c*; en *d* et *e* la dislocation paraît se faire sans division.

FIG. **55**. Cyste dont les couronnes sont toutes à bâtonnets droits.

FIG. **56** à **60**. : *Calopteryx virgo*.

FIG. **56**. Noyau au repos dans lequel la nucléine a été dissoute par le carbonate potassique; le stroma plastinien y est très développé.

FIG. **57** et **58**. Fuseaux avec bâtonnets, *ba*, en couronne, ou en retour vers les pôles, et dont la nucléine a été enlevée; leur paroi paraît être contractée et plissée.

FIG. **59**. Noyau quiescent montrant un boyau continu.

FIG. **60**. Scission de la forme pelotonnée en anses parallèles, épaisses et irrégulières; la membrane nucléaire existe encore, et cependant le fuseau intérieur et les asters sont déjà dessinés.

PLANCHE III. Névroptères, Lépidoptères, Hémiptères.

FIG. **61** à **76** : *Calopteryx virgo*.

FIG. **61** à **64**. Formation de la couronne par la contraction progressive des anses parallèles.

FIG. **65**. La nucléine s'est retirée de la partie médiane des bâtonnets; ce retrait fait présager une division longitudinale ou transversale.

FIG. **66** à **73**. Ces figures proviennent d'autres cystes où s'exécutait la division en tronçons éparpillés.

FIG. **66**. Forme pelotonnée très régulière.

FIG. **67**. Cette forme s'est scindée en 12 bâtonnets recourbés.

FIG. **68**. Couronne équatoriale subséquente, à bâtonnets fortement incurvés.

FIG. **70**. Retour des bâtonnets vers les pôles, sans division préalable.

FIG. **72**. Couronnes polaires qui en résultent.

FIG. **69** et **71**. Couronne à bâtonnets érigés, et retour de ces mêmes bâtonnets vers les pôles. On remarquera les filaments plastiniens de la fig. **67**.

FIG. **73**. Division longitudinale des bâtonnets polaires; en *b*, la division est achevée et les moitiés commencent à se séparer. L'étranglement du cytoplasme s'est avancé déjà jusqu'à la plaque fusoriale.

FIG. **74** et **75**. Le boyau se reconstitue par la soudure des bâtonnets des couronnes; la granules du cytoplasme ont envahi le fuseau, et commencent à s'éclaircir près du boyau; dans la fig. **75**, la membrane nucléaire est formée. Le fuseau *f*, très allongé, s'est replié

dans la cellule. On voit également que l'eau d'irruption a repoussé tout le cytoplasme aux extrémités de la cellule.

FIG. 76. Une cellule semblable aux précédentes, mais qui est devenue binucléée pour servir de point de départ à un nouveau cyste. Le fuseau, rejeté de côté, et sa plaque sont encore visibles en *y*. L'eau a disparu en grande partie de la cellule.

Fig. 77 à 81 : *Libellula depressa.*

FIG. 77. Forme pelotonnée.

FIG. 78 et 79. Sa scission progressive, et l'arrangement des anses en tronçons parallèles : scission intermédiaire. Malgré que la membrane nucléaire existe encore, le fuseau est ébauché.

FIG. 80. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés.

FIG. 81. Retour des éléments d'une couronne, à bâtonnets droits, vers les pôles.

Fig. 82 à 88 : *Panorpa communis.* — Gr. 1/18, 2 et 3.

FIG. 82. Cellule au début de la cinèse. Le caryoplasma s'éclaircit, et les nucléoles nucléiniens *x* se déroulent en filament. Le protoplasme est nettement et régulièrement réticulé ; en *m* il s'est retiré de l'intérieur de la cellule sous l'influence d'une goutte d'alcool, ajoutée à dessein pour montrer les épaississements ponctiformes de la membrane aux points de jonction des trabécules.

FIG. 83. Stade plus avancé. Les nucléoles ont produit la forme pelotonnée ; les filaments du caryoplasma s'orientent en fuseau. L'aster supérieur se forme aux dépens du réticulum cytoplasmatique; le protoplasme s'éclaircit autour du noyau.

FIG. 84. Les asters sont très avancés. Le noyau s'est allongé, les anses nucléiniennes se sont parallélisées, et coupées aux extrémités du fuseau. Tout le cytoplasme s'est éclairci.

FIG. 85. Le fuseau et les asters ont acquis leur plein développement ; les bâtonnets de la couronne se sont probablement divisés, et s'acheminent vers les pôles. On voit encore, à l'équateur, des trabécules transversales ou obliques reliant les rayons principaux des asters.

FIG. 86. Couronnes polaires. Les asters s'effacent et font retour au cytoplasme ordinaire ; *pn*, plaque fusoriale très développée ; *pc*, rudiments de plaque cytoplasmatique.

FIG. 87. Même stade. L'étranglement du cytoplasme touche à la plaque *pn* ; les asters sont plus visibles que dans la figure précédente.

FIG. 88. Les granules du protoplasme se sont portés aux extrémités du fuseau; en *a*, l'auréole hyaline se forme ; en *b*, le noyau inférieur, en se reconstituant, a enrobé une large zone plasmatique ; les bâtonnets commencent seulement à s'y souder.

FIG. 89 à 93 : *Arctia fuliginosa.* — Gr. 1/12, 3.

FIG. 89. Scission du boyau (de la fig. 95), un peu différente de la scission parallèle : scission intermédiaire (p. 276).

FIG. 90 à 92. Formation de la couronne, consécutive à la division parallèle; la couronne de la fig. 92 est à bâtonnets recourbés.

FIG. **93**. En *a*, division de la couronne en deux séries de bâtonnets en fer à cheval. En *b*, on a représenté la fusion des branches de ces bâtonnets en une masse compacte, sous l'influence des réactifs.

FIG. **94** à **100** : *Chelonia Caja*. — GR. 1/12, 3.

FIG. **94**. Noyau au repos, avec un boyau tourmenté et apparemment réticulé.

FIG. **95** et **96**. Forme pelotonnée, et scission graduelle de cette forme en bâtonnets de plus en plus courts et trapus. Les asters sont déjà visibles dans la fig. **96**.

FIG. **97**. Le noyau s'allonge et développe son fuseau, les bâtonnets sont encore éparpillés.

FIG. **98** à **100**. Les bâtonnets se portent, en se serrant, à l'équateur pour former la couronne à bâtonnets droits de la fig. **100**. Les asters intéressent toute la cellule, devenue presque transparente.

FIG. **101** à **112** : *Aphrophora spumaria*. — GR. 1/18. 3.

FIG. **101**. Scission en anses parallèles.

FIG. **102**. Les anses se raccourcissent jusqu'à former la couronne équatoriale.

FIG. **104**. Scission en bâtonnets éparpillés, au nombre de 10 seulement.

FIG. **105**. Couronne équatoriale subséquente; elle est (celle que nous figurons) à bâtonnets recourbés en dehors.

FIG. **106**. Deux couronnes équatoriales, avec l'aster en projection, dans une cellule binucléée : tous les bâtonnets occupent la périphérie.

FIG. **107** et **108**. Les bâtonnets abandonnent l'équateur sans se diviser, et gagnent les pôles; tous les bâtonnets qu'on a pu découvrir ont été figurés.

FIG. **103**. Cette figure accuse une division équatoriale, soit longitudinale, soit transversale.

FIG. **109**. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires semblent indiquer qu'une division longitudinale est intervenue. La plaque fusoriale est accentuée. Le fuseau *a*, plongé dans une vacuole, est libre de toute adhérence avec le cytoplasme. En *b*, le boyau se reconstitue par la soudure bout à bout des éléments avec leurs voisins de droite et de gauche.

FIG. **110**. Cellule revenue à l'état de repos; le protoplasme est homogène, le boyau est continu, le fuseau avec sa plaque est encore visible sur le côté, comme daus la fig. **76**.

FIG. **111**. Cellule en voie de division. L'étranglement arrive au fuseau. La plaque de celui-ci s'est dédoublée, et a mis les deux masses plasmiques en liberté.

FIG. **112**. Étape suivante. Les deux masses précédentes sont en division, après laquelle la cellule-mère renfermera quatre cellules-filles.

PLANCHE IV. Coléoptères, Diptères.

FIG. **113** à **123** : *Harpalus griseus*.

FIG. **113**. Jeune métrocyte, au moment où l'acide osmique indique l'entrée en division ; les granules s'effacent à l'entour du noyau.

FIG. **114**. Forme pelotonnée dont les anses commencent à se paralléliser ; la membrane nucléaire existe encore, le fuseau et les asters se forment néanmoins.

FIG. **115**. Étape plus avancée. La membrane du noyau n'a pas encore disparu ; la cellule devient hyaline.

FIG. **116**. Les anses sont coupées aux extrémités, la membrane nucléaire s'est résolue, le fuseau est formé.

FIG. **117** et **118**. Les tronçons parallèles se raccourcissent, puis s'incurvent pour former la couronne équatoriale, qui possède de 14 à 20 bâtonnets.

FIG. **119**. On n'a figuré que la moitié des bâtonnets de chaque groupe descendant; cette figure semble accuser l'existence d'une division longitudinale à l'équateur.

FIG. **120**. Couronnes polaires. On a figuré en *b* tous les éléments, au nombre de 8, de l'une d'elles.

FIG. **121**. Couronnes polaires, nombreuses vacuoles, étranglement qui coupe le fuseau dénué de plaque cellulaire.

FIG. **122**. Même étape, mais ici la plaque *pn* existe.

FIG. **123**. Cellule creusée de vacuoles, outre mesure. Les deux plaques *pn* et *pc* existent ; l'étranglement, qui est unilatéral, arrive à la plaque cytoplasmatique. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes font songer à une division longitudinale.

FIG. **124** à **128** : *Procustes coriaceus*.

FIG. **124**. Cellule au repos.

FIG. **125**. Étape de la fig. **114**.

FIG. **126**. Cellule binucléée dont les noyaux, à une étape voisine de la précédente, sont vus en coupe optique. Les bâtonnets parallèles sont répandus dans tout le noyau, dont la membrane existe encore.

FIG. **127** et **128** *a*. Stades des fig. **117** et **118**.

FIG. **128** *b*. Image douteuse, indiquant l'un ou l'autre mode de division équatoriale.

FIG. **129** à **133** : *Feronea anthracina*.

FIG. **129**. Comme dans la fig. **117**.

FIG. **131**. Cette figure provient du même cyste que la précédente ; la couronne se défait, probablement sans division.

FIG. **130** et **133**. Elles proviennent d'un autre cyste. La première montre une couronne équatoriale en voie de division, la seconde les couronnes polaires à éléments ténus.

FIG. **132**. Tirée d'un jeune cyste à cellules volumineuses. En *a*, on remarque la même image que dans la fig. **52** *b* ; en *b*, les éléments en fer à cheval sont en voie de séparation ; en *c*, ils s'acheminent sur deux séries régulières vers les pôles, (p. 273).

FIG. **134** à **156** : *Steropus madida*.

FIG. **134**. Forme pelotonnée.

FIG. **135** et **136**. Les anses se parallélisent, les asters se forment, les vacuoles apparaissent; mais la membrane nucléaire persiste.

FIG. **137**. Cette membrane disparaît, et les granules font irruption dans le fuseau.

FIG. **138** à **140**. Formation de la couronne, comme précédemment.

FIG. **141** à **144**. Formation des couronnes polaires; dans la fig. **144** la plaque *pn* existe au milieu du fuseau recourbé.

FIG. **145**. Stade de la fig. **138**. Cette figure a pour but de montrer cette sorte de rayons, épais et tortueux, qu'on rencontre souvent dans cette espèce.

FIG. **146**. Initiales de la plaque fusoriale; les filaments s'épaississent sur une large zone.

FIG. **147** à **152**. Tirées d'un cyste dont les cellules subissaient la division binaire. Divers genres d'étranglement; la plaque *pn*, qui existe partout, est respectée; en *y*, fig. **152**, elle se dédouble. Reconstitution du noyau; les vacuoles disparaissent graduellement; les granules envahissent le fuseau qui passe au cytoplasme ordinaire; la formation du nouveau boyau est lente.

FIG. **153** à **156**. Elles proviennent d'un cyste, dont le cellules devenaient multinucléées pour former de nouveaux cystes. Le fuseau, muni d'une plaque, est fortement recourbé; les cellules diminuent graduellement de longueur, à mesure que les vacuoles disparaissent et que le protoplasme reprend son aspect ordinaire fig. **156**. Le boyau se reconstitue avec lenteur à l'intérieur des noyaux déjà tout formés. En *pn*, fig. **156**, la plaque est encore visible.

FIG. **157** et **158** : *Feronea nigerrima*.

FIG. **158**. *a*, scission successive de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés; *b*, les tronçons s'ordonnent à l'équateur; *d*, couronne à bâtonnets droits.

FIG. **157**. Couronne à bâtonnets recourbés, provenant d'un autre cyste où ce mode de scission avait lieu.

FIG. **159** et **160** : *Cetonia hirtella*. — Gr. 1/18, 5.

FIG. **159**. En *a*, couronne à bâtonnets trapus et droits; *b*, début de la division longitudinale.

FIG. **160**. En *a*, les moitiés sont en voie de séparation; *b*, elles se mettent en marche vers les pôles (p. 273)..

FIG. **161** et **162** : *Hydrophilus piceus*.

FIG. **161**. Couronne à bâtonnets infléchis.

FIG. **162**. Dislocation de cette couronne, sans division; les bâtonnets sont chacun sur un filament particulier, et ils portent des indices de division.

FIG. **163** : *Syrphus* (diptère). — Gr. F, 4.

En *a*, les tronçons parallèles se contractent pour former la couronne équatoriale *b*. En *c*, cellule en étranglement. La plaque fusoriale existe; le boyau se reconstitue, et s'entoure d'une auréole hyaline.

PLANCHE V. Arachnides. Fig. 164 à 202.

FIG. **A**. Divers aspects du boyau nucléinien.

a. Boyau moniliforme de la *Tegenaria atrica;* la nucléine remplit les cols aussi bien que les ventres : — Gr. 1/18, 5.

e. Boyau strié de la fig. **170**, vu à un plus fort grossissement, 1/18, 5.

b. Coupe longitudinale du boyau du cloporte; on y voit un canal central.

f. Granules isolés du même boyau, produits par l'action des réactifs, (p. 200).

c et *d*. Particularités du manteau de nucléine, donnant lieu à une striation plus ou moins complète du boyau, mais moins sensible qu'en *e*. (*Biologie*, p. 232).

h et *i*. Les disques nucléiniens sont formés par des granules isolés de nucléine. (*Biologie*, p. 233).

g. Diverses sections optiques d'un boyau de *Clubiona* (fig. **191**), en division longitudinale au sein de la couronne équatoriale; cette division se fait par étranglement de la paroi.

FIG. **B**. Coupe microtomique d'un noyau testiculaire de cloporte, fixé par l'ébullition dans une solution d'acide osmique; on y voit le caryoplasma incolore, et la section canaliculée du boyau. (*Biologie*, p. 229).

FIG **C** et **D**. Noyaux d'une cellule graisseuse et d'une trachée, étirés à l'une de leurs extrémités par l'aiguille; on y voit l'ébauche d'un fuseau. (*Biologie*, p. 239).

Fig. 164 à 177 : *Tegenaria atrica*.

FIG. **164**. Noyau après l'enlèvement de la nucléine par l'acide chlorhydrique; le stroma plastinien y est puissant.

FIG. **165**. Noyau au repos : en *a*, on voit les anses parallèles à l'axe organique; en *b*, le noyau précédent est vu par un pôle. Les anses du sommet rayonnent vers le centre; en descendant l'objectif, on n'aperçoit plus que les sections des anses parallèles (dessinées entre les rayons). — Gr. 1/18, 1.

FIG. **166**. Noyau au repos, plus fortement grossi.

FIG. **167**. Début de la forme pelotonnée.

FIG. **168** et **169**. La membrane nucléaire a disparu, le boyau se détend et se répand dans le cytoplasme.

FIG. **170**. Les anses ont achevé de se paralléliser, et se sont coupées aux extrémités. Le fuseau se marque. — Gr. L. 2.

FIG. **171**. La figure précédente, vue en coupe optique équatoriale; les anses sont distribuées dans toute l'épaisseur du fuseau.

FIG. **172**. Les anses parallèles se raccourcissent sur leur filament,

FIG. **173**. Couronne équatoriale qui en résulte. Elle est à bâtonnets recourbés en dedans, et au nombre de 20.

FIG. **175**. Dislocation de la couronne sans division; tous les bâtonnets qu'on a pu découvrir ont été figurés; il y en avait de 8 à 10 dans chaque groupe.

FIG. **176**. Couronnes polaires subséquentes; les éléments en sont peu nombreux, et épais. Le fuseau porte une plaque fusoriale *pn*.

FIG. **177**. Le boyau est reconstitué. Les noyaux sont vus de côté, à peu près; les anses sont parallèles et rayonnent aux extrémités vers les pôles *p* et *p'*. Le cytoplasme a fait de tous côtés irruption à l'entour du boyau. En *b*, la membrane nucléaire se dessine en enrobant du cytoplasme.

FIG. **174**. Dislocation de la couronne avec division. On a dessiné seulement les bâtonnets de l'hémisphère supérieur; on en comptait de 16 à 18. Ils commencent à s'acheminer vers les pôles, la plupart la courbure en avant.

FIG. **178**. Jeune cyste de *Clubiona*, à la mi-mai.

a. Scission du boyau en bâtonnets éparpillés, au nombre de 20-24.

b et *c*. Ces bâtonnets s'accumulent vers l'équateur.

d. Stade précédant la couronne, en vue polaire; les bâtonnets ne sont pas encore disposés régulièrement.

e. Couronne équatoriale à bâtonnets droits; ils sont tous rangés sur un cercle.

g. Probablement dislocation de la couronne et retour vers les pôles.

f. Retour vers les pôles; on voit 10 bâtonnets dans chaque groupe, la division n'a donc pas eu lieu.

Tous les éléments ont été figurés exactement, hormis en *e* et *g*, où l'on n'a représenté que ceux de l'hémisphère supérieur. — GR. 1/18, 5.

FIG. **179** à **182** : *Tegenaria* indéterminée.

FIG. **179**. Scission de la forme pelotonnée en tronçons épars et recourbés.

FIG. **180**. Couronne équatoriale à bâtonnets infléchis en dehors.

FIG. **181**. Dislocation de la couronne sans division.

FIG. **182**. Les bâtonnets droits, arrivés aux pôles, commencent à se courber.

Ces deux dernières figures proviennent d'un même cyste. Tous les bâtonnets y ont été représentés; il y en a 12 dans la fig. **181**, et 6 ou 7 dans chacune des couronnes polaires de la fig. **182**.

FIG. **183** à **187** : *Agelena labyrinthica*.

FIG. **183** et **184**. Couronnes polaires dans lesquelles le bout supérieur des éléments se recourbe en dedans. Les granules cytoplasmatiques font irruption aux extrémités du fuseau. Les futurs pôles organiques, déjà dessinés, sont marqués *p* et *p'*. La fig. **184** montre une plaque fusoriale.

FIG. **185**. Cellule qui devient multinucléée. Les éléments recourbés des couronnes polaires se sont soudés en un boyau visiblement continu, et à anses parallèles. Le cytoplasme a envahi le fuseau, déjà rejeté de côté; en *b*, l'auréole hyaline étendue, à la limite de laquelle on distingue la membrane nucléaire. La plaque fusoriale est encore visible en *pn*.

FIG. **188** à **190** : *Lycosa* indéterminée.

FIG. **188**. Dislocation de la couronne à bâtonnets recourbés, sans division préalable : ils sont au nombre de 20.

FIG. **189**. Ces bâtonnets arrivent aux pôles : il y en a une dizaine seulement dans chaque groupe.

FIG. **190**. Couronnes polaires ayant chacune 12 bâtonnets, provenant d'un autre cyste dont les couronnes équatoriales étaient à bâtonnets droits, et au nombre de 20 à 24.

FIG. **191** à **194** : *Clubiona* (fig. **178**), et au mois de juin.

FIG. **191**. Les bâtonnets, sur lesquels la division longitudinale est nettement indiquée, abandonnent l'équateur et arrivent aux pôles sans se diviser.

FIG. **192** et **193**. La division a eu lieu à l'équateur. Les nouveaux bâtonnets se rendent aux pôles, deux sur chaque filament, et en formant deux séries égales et parallèles.

FIG. **194**. Couronnes polaires qui en résultent; *v*, vacuoles séparant le cytoplasme en deux masses polaires; *pn*, plaque fusoriale.

FIG. **195** à **197** : *Phalangium* indéterminé.

FIG. **195**. Cyste dont toutes les cellules sont en division suivant le mode parallèle : *a*, scission du boyau; *b*, retrait des anses; *c*, couronne à bâtonnets recourbés.— Gr. 1/12, 1.

FIG. **196**. En *a*, couronnes polaires; *b*, reconstitution du boyau par soudure en zigzag. Les granules du cytoplasme ont envahi les extrémités du fuseau. Vacuoles puissantes. En *c*, le boyau s'est détendu, le cytoplasme éclairci, la membrane formée.

La plaque fusoriale existe dans les trois cellules.

FIG. **197**. Colonie linéaire de cellules, dérivant de la segmentation binaire répétée. Au lieu de se séparer par le clivage de la plaque, le col s'étire en disloquant cette dernière. La distribution du boyau à l'étape qui suit celle de *c* dans la figure précédente.

FIG. **198** à **202** : *Scorpio occitanus*. — Gr. 1/12, 2.

FIG. **198**. En *a*, vue polaire du noyau au repos laissant voir le sommet du crochet formé par le retour des anses rayonnantes; en *b*, vue un peu oblique montrant la continuité des anses; en *c*, scission de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés et recourbés.

FIG. **199**. Couronne équatoriale creuse, formée de 24 bâtonnets à courbure en dedans.

FIG. **200**. La dislocation de la couronne a eu lieu; les nombreux élements descendants, minces et en forme de fer à cheval, forment deux séries parallèles, comme dans les fig. **132** et **160**.

FIG. **201** et **202**. Couronnes polaires subséquentes; elles sont d'une grande régularité (fig. **194**). Les deux noyaux en division du jeune cyste de la fig. **202** portent une plaque fusoriale très nette.

PLANCHE VI. Myriapodes, Fig. 203 à 218. — Crustacés, Fig. 219 à 241. — Diatomée (*Primularia viridis*), Fig. 242. — Ver (*Distomum clavigerum*), Fig. 243 *a* et *b*).

FIG. **213** *a*, **203** à **207** : *Lithobius forficatus*. — Gr. L. 2.

FIG. **213** *a*. Forme pelotonnée consécutive à la dissolution de la membrane du nucléole; la membrane nucléaire existe encore, le fuseau intérieur et les asters sont cependant déjà indiqués.

FIG. **203** et **204**. Étapes ultérieures : scission en anses parallèles très allongées; retrait des anses vers l'équateur.

FIG. **205**. En *a* et *b*, les deux sortes de couronnes équatoriales. — Gr. 1/12,2. En *c*, division équatoriale, soit longitudinale, soit transversale.

FIG. **206** et **207**. Dislocation de la couronne et retour des éléments vers les pôles.

FIG. 208 et 209 : *Scutigera*. — GR. L. 2.

FIG. 208. Scission de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés et recourbés, au sein du caryoplasma encore visible; les asters apparaissent à une certaine distance du noyau.

FIG. 209. La membrane nucléaire a disparu, le noyau s'allonge, et le fuseau s'élabore; les bâtonnets se mettent en marche vers l'équateur.

FIG. 210 à 218 : *Lithobius forficatus*. — GR. L, 1.

FIG. 210. Le nucléole et le noyau sont reformés. La plaque cellulaire *pc* traverse tout le cytoplasme en ligne droite; on voit, sur ses extrémités, qu'elle est formée par des épaississements du réticulum. Les granules se sont déjà portés dans la plaque fusoriale.

FIG. 211. Les couronnes se disloquent; les granules cytoplasmatiques pénètrent dans le fuseau au voisinage des couronnes. La plaque fusoriale, déjà chargée de granulations, pénètre à peine dans le cytoplasme. L'étranglement de la cellule est à son début.

FIG. 212. La plaque fusoriale *pn*, et la plaque cytoplasmatique *pc*, vues d'un pôle.

FIG. 213. En *b*, couronnes polaires; le cytoplasme a ouvert le fuseau en y pénétrant; *pn*, plaque fusoriale, *pc*, plaque complétive, les granules s'y accumulent.

En *c*, les nucléoles se reconstituent, l'un d'eux est déjà entouré d'une membrane. Les granules cytoplasmatiques se sont éclaircis sur une large zone, dans laquelle on aperçoit les filaments du réticulum. La plaque fusoriale est épaisse; la plaque complétive se marque sur le réticulum, et se bifurque en *x*.

FIG. 214. La membrane nucléaire se forme par une modification du réticulum cytoplasmatique, *an* et *bn*, à la périphérie de la zone modifiée. L'étranglement s'avance jusqu'à la plaque fusoriale, qui existe seule. La majeure partie du fuseau est transformée en protoplasme ordinaire.

FIG. 215. Les nucléoles sont formés; le noyau ne l'est pas encore. Le fuseau se change en cytoplasme; on peut encore suivre ses filaments dans le nouveau réticulum. La plaque fusoriale est terminée; la plaque cellulaire se marque dans le réticulum, et se bifurque largement en *x*; on ne voit plus de trabécules dans l'anneau triangulaire compris entre les branches *x*.

FIG. 216. Les plaques sont transformées en membranes permanentes, brillantes et à double contour; la portion qui provient des arcs *x* simule un étranglement intérieur, ♀. Le protoplasme de l'espace triangulaire est presque résorbé. Il n'y a plus trace de fuseau.

FIG. 217. Les deux noyaux organisent leur membrane; en *bn*, elle est constituée. En *m*, la plaque s'est transformée en membrane, débordant légèrement le fuseau; les filaments de ce dernier restent visibles dans la partie médiane. — GR. G, 2.

FIG. 218. Noyau de *Lithobius* avec caryocinèse interne, à l'étape de la formation des couronnes polaires (p. 224). — GR. G, 2.

FIG. 220 à 226 : *Armadillo asellus*.

FIG. 220. Noyau au repos; son boyau est continu.

FIG. 221. Forme pelotonnée dont les circonvolutions se parallélisent.

FIG. 222. Les circonvolutions se coupent aux extrémités; le fuseau et les asters apparaissent.

FIG. **223** et **224**. Les anses se raccourcissent sur leur filament.

FIG. **225**. Section optique du fuseau à cette étape; on y voit des bâtonnets internes.

FIG. **226**. En *a*, couronne équatoriale subséquente; elle est à bâtonnets recourbés en dedans, et elle est creuse; *b* et *c*, couronnes polaires à éléments ténus; la plaque est bien marquée dans le fuseau; *d*, les noyaux sont reconstitués, leur boyau est continu.

FIG. **227** : *Oniscus asellus.*

a. Couronne équatoriale à bâtonnets droits et trapus; *b*, couronnes polaires dont les éléments minces et nombreux accusent une division longitudinale. La plaque se voit sur le fuseau.

FIG. **219**, **228** et **229** : *Asellus aquaticus.*

FIG. **219**. *a.* Coupe optique de la forme pelotonnée à anses parallèles; *b*, les anses coupées se contractent pour former la couronne.

FIG. **228**. *a.* Scission en bâtonnets éparpillés; *b*, couronne équatoriale portant des indices de division longitudinale.

FIG. **229**. *a*, *b*, *c*. Étapes ultérieures : les bâtonnets jumeaux se déplacent en prenant la forme de fer à cheval, et se séparent en deux rangées parallèles, qui descendent vers les pôles, la courbure en avant.

FIG. **230** et **231** : *Portunus depurator.*

FIG. **230**. *a.* Scission éparpillée;

b. Les bâtonnets se mettent en mouvement vers l'équateur;

c et *d.* Deux sortes de couronnes équatoriales;

f. Les bâtonnets jumeaux, issus de la division, se séparent l'un de l'autre;

g. Ils arrivent aux pôles sur deux rangées linéaires.

FIG. **231**. Forme pelotonnée à anses parallèles, qui se rétractent vers l'équateur; la membrane nucléaire a disparu, et les asters sont visibles.

FIG. **232** et **233** : *Carcinus menas.*

FIG. **232**. Couronne équatoriale (p. 315).

FIG. **233**. *a.* Division équatoriale indécise; *b*, retour des éléments vers les pôles en séries linéaires et parallèles (p. 314).

FIG. **234** : *Dromia vulgaris.*

a et *b.* Noyaux s'applatissant pour former la plaque équatoriale; *c*, cette plaque s'est divisée par étranglement en deux moitiés qui se retirent vers les pôles.

FIG. **235** à **241** : *Pagurus bernhardus.*

FIG. **235**. Boyau continu, apparemment réticulé.

FIG. **236**. Forme pelotonnée très accentuée.

FIG. **237**, *a* et *b.* Scission successive de cette forme en bâtonnets épars.

FIG. **238**, *a*. Forme pelotonnée à anses parallèles, et se retirant déjà vers l'équateur; la membrane du noyau existe encore, il n'y a pas d'asters, (fig. **231**); *b*. Couronne équatoriale qui en résulte (p. 315).

FIG. **239**. Couronne normale à bâtonnets droits; corpuscules polaires.

FIG. **240**. Retour des éléments vers les pôles, probablement après la division longitudinale.

FIG. **241**. Couronnes polaires se disloquant pour reformer le boyau; plaque fusoriale.

FIG. **242** : *Pinnularia viridis* (diatomée).

Frustule en division.

φ. Plaque cellulaire ayant commencé dans le fuseau *f*, pour gagner les extrémités en se bifurquant en *x*.

FIG. **243** : *Distomum clavigerum*.

Cellules testiculaires en division.

a. Les noyaux sont reconstitués; on y voit un boyau continu; *pc*, plaque cellulaire, fusoriale et complétive.

b. Les mêmes plaques, vues d'un pôle.

PLANCHE VII. Crustacés, Fig. 244 à 267. — Noyaux d'Hydrophile, Fig. 268. — Cellules graisseuses, Fig 269 à 290.

Fig. **244** : *Pagurus striatus*. — Gr. 1/18, 1.

a. Forme pelotonnée à anses parallèles, à l'intérieur du noyau; les asters sont bien dessinés.

b, c, d. Rétraction graduelle des anses vers l'équateur; la membrane nucléaire *mn* persiste, le fuseau intérieur est nettement marqué.

f. La plaque équatoriale s'est divisée en deux moitiés qui s'acheminent vers les pôles, sous la forme de croissant; la membrane du noyau persiste toujours.

Fig. **245** : *Pagurus callidus*.

a, *b*, *c*. Noyaux avec forme pelotonnée irrégulière, se rétractant avec leur membrane pour former la lame équatoriale; il n'y a pas d'asters.

d. La lame se divise par étranglement en deux moitiés, qui se tiennent encore par un pédicule.

f. Les deux moitiés s'élargissent pour former les nouveaux noyaux. Bien qu'il n'y ait pas de fuseau, la plaque *pc* s'est établie, et traverse toute la cellule.

g, *g'*, *h*. Cellules en division ayant subi une autodigestion :

g et *g'*. Étapes de la couronne équatoriale. Les asters intéressent tout le cytoplasme, hormis à l'équateur; le fuseau en est complètement indépendant, il s'appuie seulement par ses extrémités sur le point central des asters.

h. Les noyaux sont reformés; les rayons principaux des asters sont attachés à sa membrane. La plaque cellulaire bifurquée, *pc*, est bien formée, et se transforme en membrane; elle est réticulée. Le protoplasme a disparu de l'anneau triangulaire pendant la digestion.

FIG. **246** : *Astacus fluviatilis.* — Gr. 1/18, 2.

a. Noyau au repos.

b. Scission graduelle du boyau pelotonné et moniliforme.

c et *c'*. Les tronçons qui en résultent, au nombre de 60 à 70, sont repoussés peu à peu vers la périphérie en un cercle régulier.

d. Étape de la couronne équatoriale dont les bâtonnets sont unisériés ; *cp* corpuscules polaires nombreux et ténus ; asters bien développés.

d'. Couronne équatoriale à bâtonnets de diverse longueur, leur scission n'étant pas encore achevée.

d''. La couronne *d*, vue d'en haut ; on aperçoit à son intérieur des filaments réticulés, qui s'étendent du centre à la périphérie.

f. Couronne équatoriale dont les éléments sont en voie de division transversale; plusieurs moitiés se tiennent encore par un pédicule.

f' et *g*. Ces moitiés descendent vers les pôles en deux groupes un peu irréguliers, mais formant couronne; *e*, « Nebenkern. »

cp. Corpuscules polaires en groupes éparpillés dans toute la cellule.

En *g*, on remarquera des bâtonnets analogues à ceux de *d'*, et qui n'ont pas subi de division à l'équateur.

j. Couronne polaire, vue de face; les bâtonnets y sont superposés radialement.

h. Couronnes polaires ; *e*, « Nebenkern ; » les corpuscules polaires sont encore visibles.

x et *y*. Deux cellules en caryocinèse intérieure. La membrane nucléaire ponctuée, *mn*, y est en effet très visible, surtout dans la cellule *y*, qui a été ouverte par l'aiguille; les corpuscules polaires et les asters y existent néanmoins. — GR. 1/18, 1.

FIG. **247** à **253** : *Crangon cataphractus.* — GR. 1/18, 1.

FIG. **247**. En *a*, scission progressive de la forme pelotonnée.

En *b*, la scission est complète ; on compte de 40 à 50 bâtonnets.

e. « Nebenkern » multiples.

FIG. **248**. Deux couronnes équatoriales; pas d'asters; les 4 « Nebenkern » sont venus se placer symétriquement, et deux à deux, aux pôles.

FIG. **249**. *a.* Couronne équatoriale pleine, vue par un pôle.

b. Couronne semblable dont les bâtonnets se préparent à la division.

c. Deux de ces bâtonnets, fortement grossis (1/18, 4) : la nucléine s'est portée à la périphérie, et y forme deux lames déjà distinctes.

d. Un bâtonnet semblable vu longitudinalement.

FIG. **250**. Les moitiés des bâtonnets *c* et *d* se séparent dans la couronne ; chacune des deux enclaves, *e*, est venu occuper un pôle.

FIG. **251**. Couronnes polaires, vues un peu obliquement; les éléments en sont distribués avec une grande régularité autour du pôle; *e*, enclaves qui ont abandonné les extrémités du fuseau; *pc*, plaque fusoriale et complétive traversant toute la cellule.

FIG. **252**. Colonie de deux cellules en coryocinèse :

m. La plaque cellulaire de la première division transformée en membrane.

pc. Jeunes plaques cellulaires de la seconde division.

e. Enclaves, ou « Nebenkern ».

b. Noyaux récents, vus de côté; les circonvolutions du boyau y sont parallèles, et s'infléchissent, en haut et en bas, vers les pôles organiques.

a. Noyaux, vus à peu près de face, montrant les pôles organiques, d'où les anses rayonnent pour descendre sur les côtés.

FIG. **253**. — Gr. 1/18,3.

a. Même noyau que en *a*, fig. **252**, pour mieux indiquer la continuité des anses aux pôles, et leur rayonnement vers la périphérie.

b. Noyau semblable vu obliquement pour montrer que les rayons polaires descendent parallèlement sur les côtés. On a voulu faire voir en même temps que la branche extérieure (noire) de chaque bâtonnet de la couronne s'infléchit vers le pôle supérieur pour y rencontrer la branche intérieure (grise) du bâtonnet opposé, mais nous n'avons pu rendre la réalité par la gravure.

La fig. **253** *c* indique schématiquement cette union. Elle suppose les bâtonnets vus par le pôle supérieur, et en projection sur un plan. On y voit que les branches noires ou extérieures, *e*, d'un côté, s'unissent avec les branches grises ou intérieures, *i*, du côté opposé, et vice-versa : il en résulte un boyau continu.

FIG. **254** à **267** : *Squilla mantis*. — Gr. 1/18, 1.

FIG. **254**. Noyau au repos dont les circonvolutions nucléiniennes sont bien distinctes.

FIG. **255**. Scission du peloton en tronçons épars.

FIG. **256**. Ces tronçons se mettent en mouvement vers l'équateur; le fuseau et les asters sont formés.

FIG. **257**. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés.

FIG. **258**. Deux couronnes à bâtonnets érigés : *a*, avant la division; *b*, après la division longitudinale; *m*, plaque de la première division transformée en membrane.

FIG. **259**. Séparation des bâtonnets jumeaux de la couronne après la division longitudinale.

FIG. **260**. Ils arrivent aux pôles.

FIG. **261**. Scission de la forme pelotonnée en anses parallèles dès le début.

FIG. **262**. Étape précédant la couronne.

FIG. **263**. La figure précédente en coupe optique équatoriale.

FIG. **264**. Scission du boyau en longs tronçons qui se croisent à l'intérieur du noyau; le caryoplasma réticulé y est visible.

FIG. **265**. En *a*, la membrane a disparu, et les tronçons se détendent dans le cytoplasme; ils se disposent ensuite parallèlement, pendant que le fuseau s'élabore en *b*.

FIG. **266**. Les jeunes noyaux sont formés; la plaque bifurquée, *pc*, s'est établie dans le fuseau et le cytoplasme.

FIG. **267**. La plaque est changée en membrane brillante, au milieu de laquelle on aperçoit encore le fuseau. Les noyaux commencent à se développer, et prennent peu à peu l'aspect qu'ils possèdent dans la fig. **254**.

Fig. **268** : *Hydrophilus piceus* — Gr. L, 3.

Deux noyaux d'une jeune fibre musculaire : *a*, au repos; *b*, en division, le boyau s'est scindé çà et là et le fuseau s'y est formé (p. 225).

Fig. **269** à **290** : **Cellules graisseuses.**

FIG. **269**. Larve d'une *Libellula* indéterminée. — Gr. D, 1.

c. Les cols reliant les trois cellules primitives.

m. Membranes provenant de plaques anciennes. Sur la cellule du milieu la plaque nouvelle vient de se différentier en membrane. Il en est de même de la plaque *z* de la cellule-mère inférieure; mais ici les deux cellules-filles ont grandi, et sont en voie de division à l'aide de plaques simultanées, qui apparaissent entre les noyaux, et qui s'avancent dans diverses directions.

Fig. **270** à **274** : *Acridium lineola*. — Gr. E, 1.

FIG. **270**. Deux plaques simultanées *pc*; elles sont bifurquées aux extrémités.

FIG. **271**. La plaque est largement bifurquée, mais d'un côté seulement.

FIG. **272**. Plaque doublement bifurquée; elle est différentiée, hormis les branches *b*. L'étranglement *φ* se marque à l'équateur, vis-à-vis de la bifurcation.

On remarquera sur ces trois cellules, que l'anneau triangulaire, laissé en dehors de la bifurcation des plaques, est rempli de protoplasme granuleux.

FIG. **273**. Deux cellules en division simultanée. En *C*, les plaques *pc* sont en formation; en *B*, elles sont différentiées en membranes permanentes.

FIG. **274**. Jeunes plaques nombreuses, divisant simultanément la cellule-mère; une des cellules-filles demeure cependant binucléée.

Fig. **275** à **283** et **286** : *Morinus lugubris* (capricorne). — Gr. 1/18, 1.

FIG. **275**. La plaque *pc* se marque sur le réticulum, elle traverse entièrement la cellule; *e*, enclaves uratiques dont les unes sont plongées dans le cytoplasme, les autres au sein d'une grande vacuole bordée d'un liséré réticulé et membranoïde.

FIG. **276**. La plaque granuleuse coupe la cellule; au milieu elle paraît formée par la paroi commune des vacuoles qui entourent le noyau; *v*, vacuoles sans enclave; *e*, vacuole munie d'une enclave; les deux sont limitées par une membrane réticulée.

FIG. **277**. Plaque bifurquée, dont les branches *a* et *a'* se sont transformées en membrane permanente. La branche *b* disparait, la branche *b'* reste jeune. En *y*, espace triangulaire avec protoplasme.

FIG. **278**. La partie centrale de la plaque et les branches *a* se sont différentiées, tandis que les branches *b* sont restées rudimentaires; *φ*, étranglement qui repousse le protoplasme *r* vers *b*. En *a*, ce protoplasme a été résorbé. La deux noyaux sont en voie d'étranglement.

FIG. **279**. La plaque centrale *a*, et la branche *a* sont devenues membrane solide. L'étranglement a fait disparaître l'espace *y*, qui est encore intact de l'autre côté de la figure. La branche *b* disparait.

FIG. **280**. La plaque médiane est différentiée ; les 4 arcs *b* ne le sont pas encore. L'étranglement φ semble avoir pour but de couper la zone *y*, en repoussant la membrane cellulaire *m* jusqu'à la plaque *a*.

FIG. **281**. Trois cellules entourées par la membrane de la cellule-mère, *m*. En *y*, *y*, espace triangulaire de la première division binaire ; *y'*, la même de la seconde division : le protoplasme en est digéré. Les arcs *x* de la membrane *m* venant à se dédoubler, on obtiendra un cyste. L'un des noyaux s'étrangle.

FIG. **282**. Cellule *intercalée* ayant formé un massif cellulaire par division simultanée. Le noyau supérieur se segmente suivant son grand diamètre. Nombreux cristaux aciculaires d'urates.

FIG. **283**. Colonie linéaire de semblables cellules ; on remarquera leur réticulum rayonnant. En se divisant, les noyaux *a* ont rendu la cellule dicentrique. A la limite équatoriale des deux nouveaux réticulums, surgit une plaque complète : *pc*, avec ses granules ; *pc'*, dépouillée de ses granules par l'eau potassée. Les cloisons qui séparent les deux cellules supérieures sont en voie de se dédoubler pour les mettre en liberté.

FIG. **286**. Cellule-mère dont les quatre arcs de la plaque se sont transformés en membrane permanente ; l'anneau protoplasmatique *y*, *y* est destiné à disparaître.

FIG. **284** et **285** : *Bombus campestris*. — Gr. F, 1.

FIG. **284**. Cellule multinucléée.

FIG. **285**. Les plaques et les cloisons se forment dans de semblables cellules : en *B*, simultanément ; en *A*, successivement. *p* et *pc*, membranes ; *pc'*, plaques en formation.

FIG. **287** et **288** : *Geotrupes bison*. — Gr. E, 1.

FIG. **287**. Plaque oblique, sans bifurcation, et déjà différentiée. Les noyaux ont un boyau pelotonné au centre de la cellule ; le caryoplasma réticulé est bien visible. En *x*, l'un de ces noyaux est en segmentation ; le boyau s'est divisé en premier lieu.

FIG. **288**. Plaque bifurquée dont les arcs *a* sont seuls différentiés ; les arcs *b* s'évanouissent. En *e*, enclaves vacuoleuses, entourées d'une membranule réticulée.

FIG. **289** : *Eristalis tenax*. — Gr. E. 1 ; *x*, 1/18, 4.

Massif de cellules formé par la segmentation simultanée d'une cellule-mère. En *x*, noyau fortement grossi pour montrer le nucléole-noyau avec son filament nucléinien, et le caryoplasma richement réticulé.

FIG. **290** : Larve de *Simulia vernum*. — Gr. D, 2.

Massif cellulaire dont les cellules constituantes primitives ne se tiennent plus que par une portion restreinte, *m*, de leurs cloisons séparatrices, le restant s'étant dédoublé pour former les méats intercellulaires, *i*. Elles sont en voie de division simultanée par la formation des plaques *pc*, qui apparaissent dans le cytoplasme entre les noyaux.

PLANCHE VIII. *Bacillus.* — *Scolopendra.*

FIG. **291** à **299** : *Bacillus linearis.*

FIG. **291**. Couronne équatoriale à bâtonnets droits.

FIG. **292**. La nucléine déserte le centre des bâtonnets.

FIG. **293**. Un sillon longitudinal se marque dans l'espace hyalin sous la forme d'une ligne sombre. Les flèches indiquent le sens suivant lequel les moitiés vont se séparer.

FIG. **294** et **295**. Les moitiés ont opéré leur demi-révolution, et sont venues se placer l'une en haut, l'autre en bas ; leur séparation définitive s'effectue.

FIG. **296**. Elles sont complètement séparées, et vont descendre vers les pôles.

FIG. **297**. Même étape sur une coupe pratiquée dans des matériaux durcis ; les deux branches de chaque bâtonnet se sont fusionnées en une masse unique et compacte, ce qui ferait songer à une division transversale.

FIG. **298**. Les nouveaux bâtonnets sont aux pôles.

FIG. **299**. Les bâtonnets de la couronne, portant les premiers indices de division (fig. **292**), ont abandonné l'équateur, et sont arrivés aux pôles sans achever leur séparation.

FIG. **300** à **314** : *Scolopendra dalmatica.* — GR. 1/18, 1.

FIG. **300**. Cellule au repos. La membrane cellulaire, *m*, est épaisse et ponctuée. Le protoplasme est richement réticulé ; on voit, à la partie inférieure, un grand nombre de trabécules étirées par l'aiguille (dessin aussi exact que possible). Le noyau renferme un boyau irrégulier et moniliforme, un caryoplasma réticulé, et un volumineux nucléole plasmatique, *np*.

FIG. **301**. Noyau, avec la portion contiguë du cytoplasme, au début de la scission du boyau, Le caryoplasma est en mouvement ; on y voit des faisceaux de filaments divergents vers le centre. Le nucléole s'est fusionné. Les corpuscules polaires et les asters sont déjà visibles ; ils sont à une très grande distance du noyau. La forme de celui-ci ne s'est pas encore modifiée, et sa membrane ponctuée, *mn*, persiste toujours.

FIG. **302**. La scission est achevée. On compte 20 bâtonnets, éparpillés par groupes. Le noyau a conservé sa forme et sa membrane. Les asters sont mieux marqués; on voit à la partie supérieure surtout, qu'ils sont dûs à la transformation du réticulum cytoplasmatique. La portion du protoplasme, située entre le noyau et les asters, s'est éclaircie par l'atténuation des granules. Les corpuscules polaires, *cp*, n'ont pas subi de changement.

FIG. **304**. Le noyau, toujours pourvu de sa membrane, s'allonge aux deux pôles. Les filaments fasciculés des deux figures précédentes s'ordonnent en fuseau intérieur. Il n'y a pas de corpuscules polaires dans cette cellule.

FIG. **305**. La membrane nucléaire a disparu, le fuseau s'est achevé, et les bâtonnets se portent dans la région équatoriale. Le fuseau est indépendant du réticulum astérien. Il n'y a pas de corpuscules polaires.

FIG. **306**. Le fuseau, en s'allongeant, a repoussé les corpuscules *cp* jusqu'au centre des asters, pour s'y appuyer. Les bâtonnets vont s'ordonner en couronne.

FIG. **307**. Couronne équatoriale à 24 bâtonnets (dont 12 visibles) ; elle est un peu irrégulière. Comme dans la figure précédente, les asters intéressent tout le cytoplasme; cependant un grand nombre de trabécules relient les rayons, surtout à l'équateur.

FIG. **308**. Couronne équatoriale, ou étape voisine, vue par le pôle; les bâtonnets n'y sont pas ordonnés rigoureusement; l'aster inférieur a été représenté.

FIG. **309**. Aster naissant de la fig. **301**, vu d'en haut; les trabécules du réticulum se marquent davantage dans le sens radial.

FIG. **310**. Quelques bâtonnets d'une couronne équatoriale, dont plusicurs se divisent longitudinalement.

FIG. **311**. Couronne équatoriale se disloquant. Les bâtonnets sont beaucoup plus minces et plus nombreux que dans les fig. **307** et **308**; leur nombre accuse une division qui, à en juger par la longueur des bâtonnets, a dû être lougitudinale. — Gr. 1/18, 2.

FIG. **312**. Les bâtonnets arrivent aux pôles. Il y en a de 20 à 24 dans chaque groupe. En *x*, on a représenté une couronne semblable, vue de face, du côté opposé à l'aster.

FIG. **313**. Couronnes polaires en forme de croissant, à bâtonnets courts et trapus, pouvant provenir d'une division transversale. Les asters repassent à l'état de réticulum ordinaire.

Dans les trois figures précédentes, l'étranglement se marque très tôt, et coupe incontinent le fuseau. Absence totale de plaque fusoriale.

FIG. **314**. La division du protoplasme est achevée; le boyau est apparemment reconstitué, mais le noyau supérieur n'a pas encore de membrane. Le réticulum est passé à l'état de repos. — Gr. 1/12, 1.

BIBLIOGRAPHIE

Auerbach : *a*) Organologische studien; Breslau, 1874.

b) Ueber die streifige Spindelfigur bei der Vermehrung resp. Theilung der Zellkerne; Ber. der Münchener Naturf. Vers. 1877.

Balbiani : *a*) Mémoires sur le développement des Aranéides ; Annales des Sciences naturelles, Zoologie, 1873, 5e série t. XVIII.

b) Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire ; Comptes rendus, Paris, 1876, t. LXXXIII, p. 831, et Gazette médicale de Paris, 1876, p. 565.

c) Leçons faites au Collége de France ; Journal de Micrographie de Pelletan, 1881, t. V, et 1882, t. VI.

Bellunci : La caryocinèse dans la segmentation de l'œuf de l'axolotl ; Archives italiennes de Biologie, 1885, t. VI, p. 52.

Berthold : Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, 1880, t. II, p. 72.

Blanc : Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides ; Bulletins de la Société vaudoise, 1880, 2e serie, t. XVII, p. 49.

Blochmann : Ueber directe Kerntheilung in d. Embryonalhülle d. Scorpione ; Morpholog. Jahrbuch, 1885, t. X, p. 480.

Bobretsky : Ueber die Bildung des Blastoderms etc. bei Jnsecten; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. XXXI, p. 195.

O. Bütschli : *a*) Vorlaufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Jnfusorien und die Zelltheilung ; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1875, t. XXV, p. 426.

b) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Jnfusorien ; Francfurt, a. M. 1876.

c) Zur Entwick. der Biene; Zeitsch. f. wiss. Zool, t. XX, 1870.

J. B. Carnoy : *a*) Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons ; Bulletins de la Société royale de Botanique de Belgique, 1870, t. IX, p. 157.

b) Prospectus de la « Biologie cellulaire »; Louvain, avril, 1883.

c) La Biologie cellulaire, 1r fascicule; Louvain, mai, 1884.

Claus : Organisation, etc. der Arguliden ; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1875, t. XXV.

de la Vallette St George : Ueber eine neue Art amöboider Zellen ; Arch. f. mikrosk. Anat. 1865, t. I, p. 68.

Donders : Form, Mischung und Function der elementären Gewebetheil.; Ned. Lancet, 1851-1852, 3e série, 1re année. Id. : Zeitschr. für wiss. Zoologie, t. III, p. 348, et t. IV, p. 242.

Emery : Untersuch. über Luciola italica; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1884, t. XL, p. 338.

Flemming : *a*) Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen; Arch. für mikr. Anat., 1880, t. XVIII.

b) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung; Leipzig, 1882.

c) Zur Kenntniss der Regener. d. Epidermis b. Säugethiere, Arch. f. mikr. Anat., 1884, t. XXIII, p. 148:

d) Studien üb. Regener. d. Gewebe; Arch. für mikr. Anat., 1885, t. XXIV, p. 50.

Fol : *a*) Études sur le développement des mollusques; Archives de Zoologie expérimentale, 1875, t IV, p. 1.

b) Recherches sur la fécondation etc. des animaux; Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 1879, t. XXVI, p. 296.

Ganin : Beiträge z. Erkenntniss, etc.; Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XIX, 1869.

Geoffroy St-Hilaire : Histoire génér. natur., t I, p. 432.

Gilson : Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes; la Cellule, 1884, t. I, p. 12.

V. Graber : Ueber den propulsatorischen Apparat der Insecten; Arch. für mikr. Anat., 1873, t. IX, p. 129.

Grobben : Mannliche Geschlechtorgane der Dekapoden; Arbeiten aus den zoolog. Institut d. Univers. Wien, 1878.

Grüber : *a*) Die Theilung der monoth. Rhizopoden; Zeitschr. f. wiss. zool., 1881, t. XXXVI, p. 104.

b) Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einig. Protozoen; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1883, t. XXXVIII, p. 372.

Guignard : *a*) Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire; Bullet. de la Société botanique de Lyon, 1884.

b) Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire; Annales des sciences naturelles, Botanique, 1884, 6e série, t XVII.

Henneguy : Division cellulaire etc.; Congrès de la Rochelle, 1882; tiré à part.

R. Hertwig : *a)* Inaug. Dissert. Leipzig, 1877.

b) Ueber den Bau und die Entwickelung der Spirochona gemmipara; Jenaische Zeitschrift, 1877, t. XI, p. 149.

c) Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie d. Zelle; Heft 1, Jena, 1884 : Die Kerntheilung bei Actinosphærium Eichhorni.

Heuser : Beobachtungen über Zellkerntheilung; Botanische Centralblatt, 1884, t. XVII.

Hofmeister : Die Lehre v. d. Pflanzenzelle; Leipzig, 1867.

Hoppe-Seyler : Physiologische Chimie; Berlin, 1877.

F. Johow : *a*) Unters. üb. d. Zellkerne, etc. Inaug. Dissert.; Bonn. 1880.

b) Die Zellkerne von Chara fœtida; Botanische Zeitung, 1881, p. 729.

Koelliker : Vorl. Mitth. üb. d. Bau d. Rückenmarks; Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1857, t. IX.

Kossel : *a*) Untersuch. üb. die Nuclein, u. ihre Spaltungsprod.; Strasb. 1881.

b) Zur Chemie des Zellkerns; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1881, t. VII, p. 7.

Kühne et Ewald : Ueber ein neue Bestandtheil d. Nervensystem; Verhandl. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg, 1876, t. I, p. 457.

Lavdowski : Mikrosk. Untersuch. einig. Lebensvorgänge d. Blutes; Virchow's Archiv, 1884.

Leydig : *a*) Zum feineren Bau bei Arthropoden; Arch f. Anat. u. Phys., 1855, p. 376.

b) Lehrbuch der Histologie; Hamm, 1857.

c) Untersuch. zur Anatomie und Histologie d.Thiere; Bonn, 1883.

Mark : On early stages in the embryology of Limax campestris; Zoolog. Anzeiger, 1879, p. 493.

Mayzel : *a*) Recherches sur le mode de division du noyau; Gazeta lekarska 1875 et 1876, dont résumé dans Virchow's Jahresbericht, 1877, p. 27, et dans Schwalbe's u. Hoffman's Jahresber. t. V, p. 36 et t. VI, p. 25.

b) Sur la division du noyau des Liparis et autres sphingidés; Publications de la Société des méd. et des natural. polonais. Cracovie, 1881, dont résumé dans Schwalbe's und Hoffman's Jahresber, 1883, t. X,p. 24.

E. Mecznikow : *a*) Beiträge zur Kenntniss der Chilopoden; Zeitschr. für wiss: Zool.,'1865, t. XV, p. 328.

b) Embryol. Studien an Insecten; Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XVI, 1866.

M. Nussbaum : *a* Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch., in Bonn, 1882.

b) Ueber die Veränderungen d. Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, etc.; Archiv für mikrosk. Anatomie, 1884, t. XXIII, p. 155.

W. Pfitzner : *a*) Beobacht. über weit. Vorkommen d. Karyokinesis; Arch. für mikrosk. Anatomie, 1882, t. XX, p. 127.

b) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns; Archiv f. mikr. Anat., 1883, t. XXII, p. 616.

c) Zur morpholog. Bedeutung des Zellkerns; Morpholog. Jahrbuch., 1885, t. XI.

C. Rabl : Ueber Zelltheilung; Morphol. Jahrbuch, 1884, t. XI, p. 214.

L. Ranvier : Traité technique d'Histologie; Paris, 1875-1882.

C. B. Reichert : Ueber Furchungsprocess der Batrachier Eier; Müller's Archiv, 1841, p. 523.

Remak : Neurologische Erläuterungen; Müller's Archiv, 1844, p. 469.

Sabatier : Sur la spermatogénèse des crustacés décapodes; Comptes rendus, 1885, février.

Schenk : Bildung d. homog. Zwischensubstanz am Eichen d. Wirbellosen; Mittheil. a. d. embryolog. Institut, Wien, 1882.

W. Schleicher : Die Knorpelzelltheilung; Archiv f. mikr. Anat., 1879, t. XVI, p. 248.

Fr. Schmitz : *a*) Beobachtung üb. d vielkernigen Zellen d. Siphonocladiaceen, Halle, 1879.
b) Sitz. d. niederrh. Gesellsch., 1879.

Nicolaus Sograf : Matériaux pour servir à la connaissance du développement embryonnaire du Geophilus ferrugineus et du G. proximus; Moskou, 1883.

F. Spangenberg : Zeitsch. f. wiss. Zoologie, 1875, t. XXV, Supplém., p. 25.

Strassburger : *a*) Zellbildung u. Zelltheilung, 1re édition, 1875. Traduction française par Kickx, 1876.
b) Zellbildung und Zelltheilung, 3e édition, 1880.
c) Ueber den Bau u. d. Wachsthum der Zellhäute; Jena, 1882.
d) Ueber d. Theilungsvorgang der Zellkerne, etc.; Arch. f. mikr. Anat., 1882, t. XXI, p. 476.
e) Die Controversen d. indir. Kerntheilung; Arch. f. mikr. Anat. 1884, t. XXIII, p. 246.

Strasser : Zur Entwickl. etc.; Morphol. Jahrbuch, 1879, t. V, p. 310.

Ferrucio Tartuferi : Ueb. d. feiner. Bau d. Kerns; Centralblatt für medicin. Wissenschaften, 1881, p. 346.

Treub : Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux; Archives néerlandaises, 1880, t. VI, p. 39.

E. Van Beneden : *a*) Mémoire sur les dicyémides; Bull. de l'Acad. royale de Begique, 1876.
b) Recherches sur la maturation et la fécondation de l'Ascaris megalocephala; Archives de Biologie, 1883, t. IV, p. 563.

E. Van Beneden et C. Julin : La spermatogénèse de l'ascaride mégalocéphale; Bull. de l'Acad. royale des sciences de Belgique, 1884.

Max Weber : Anatomische über Trichonisciden; Archiv. für mikr. Anat., 1881, t. XIX, p. 579.

H. Ritter v. Wielowiejski : *a*) Studien üb. die Lampyriden; Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1882, t. XXXVII, p. 365.
b) Ueber den Fettkörper von Corethra plumicornis u. seine Entwickelung.; Zool. Anz., 1883, p. 318.

Ludwig Will : Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms, b. d. vivip. Aphiden; Arbeiten der zoolog. Institut in Würzburg, 1883, t. VI; tiré à part.

Witlaczil : Entwicklungsgeschichte der Aphiden; Zeitsch. f. wiss. Zoologie, 1880, t. XL, p. 559.

Zacharias : *a*) Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns; Botan. Zeitung, 1881, p. 169.
b) Ueber Eiweiss, Nuclein u. Plastin; Botan. Zeit., 1883, p. 209.
c) Botan. Zeitung, 1885, p. 204.

Zeller : Untersuch. üb. d. Fortpflanz. u. Entwick. d. Opalinen; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1877, t. XIX.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GROUPES ET DES ESPÈCES.

TABLE DES MATIÈRES

(1) Il s'est glissé une erreur dans les chiffres de cet en-tête, à la page 252.

CHAPITRE II.

La plasmodiérèse cinétique.

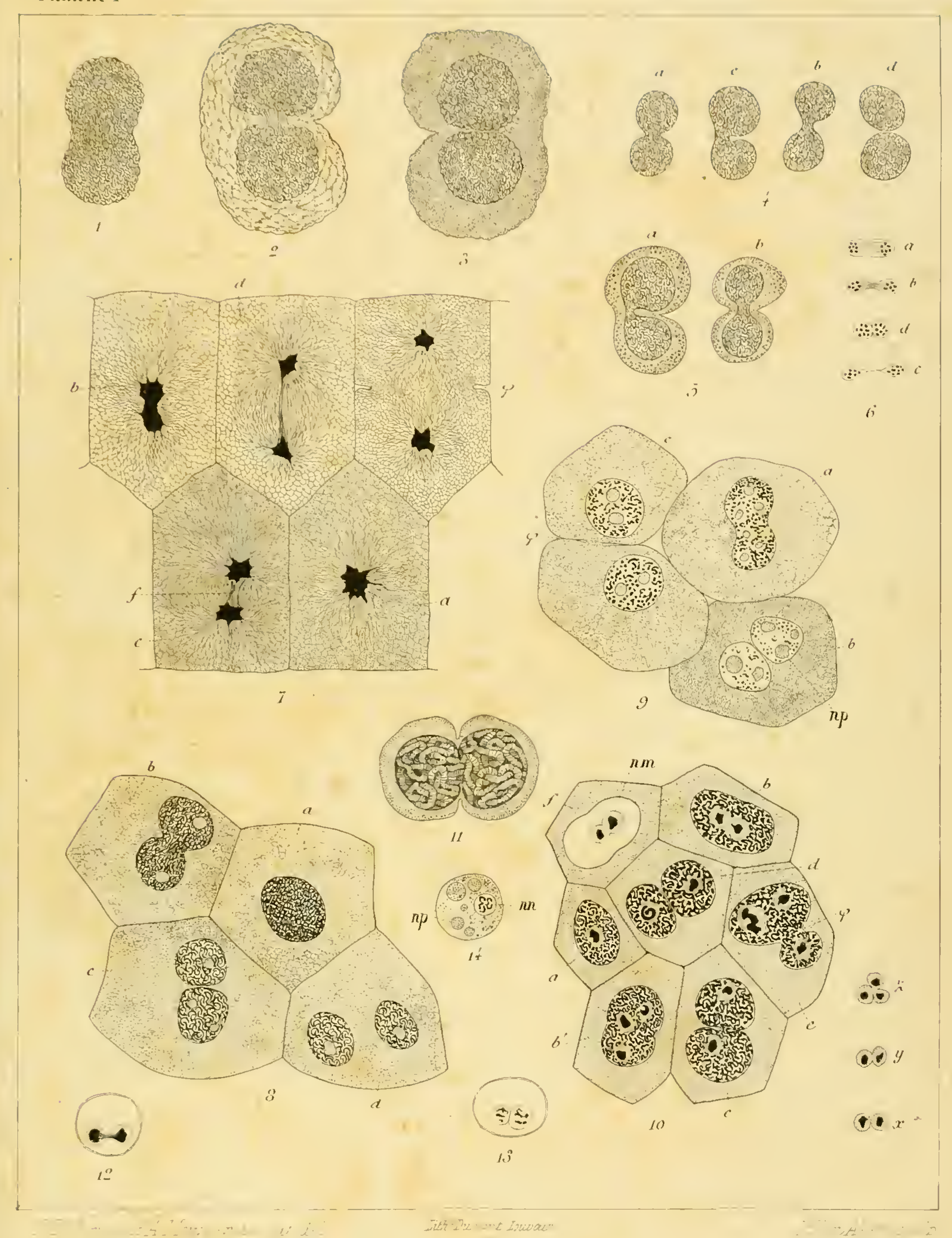
ARTICLE PREMIER.

Formation de la plaque cellulaire.

ARTICLE SECOND.

Scission du protoplasme. — Destinée de la plaque cellulaire.

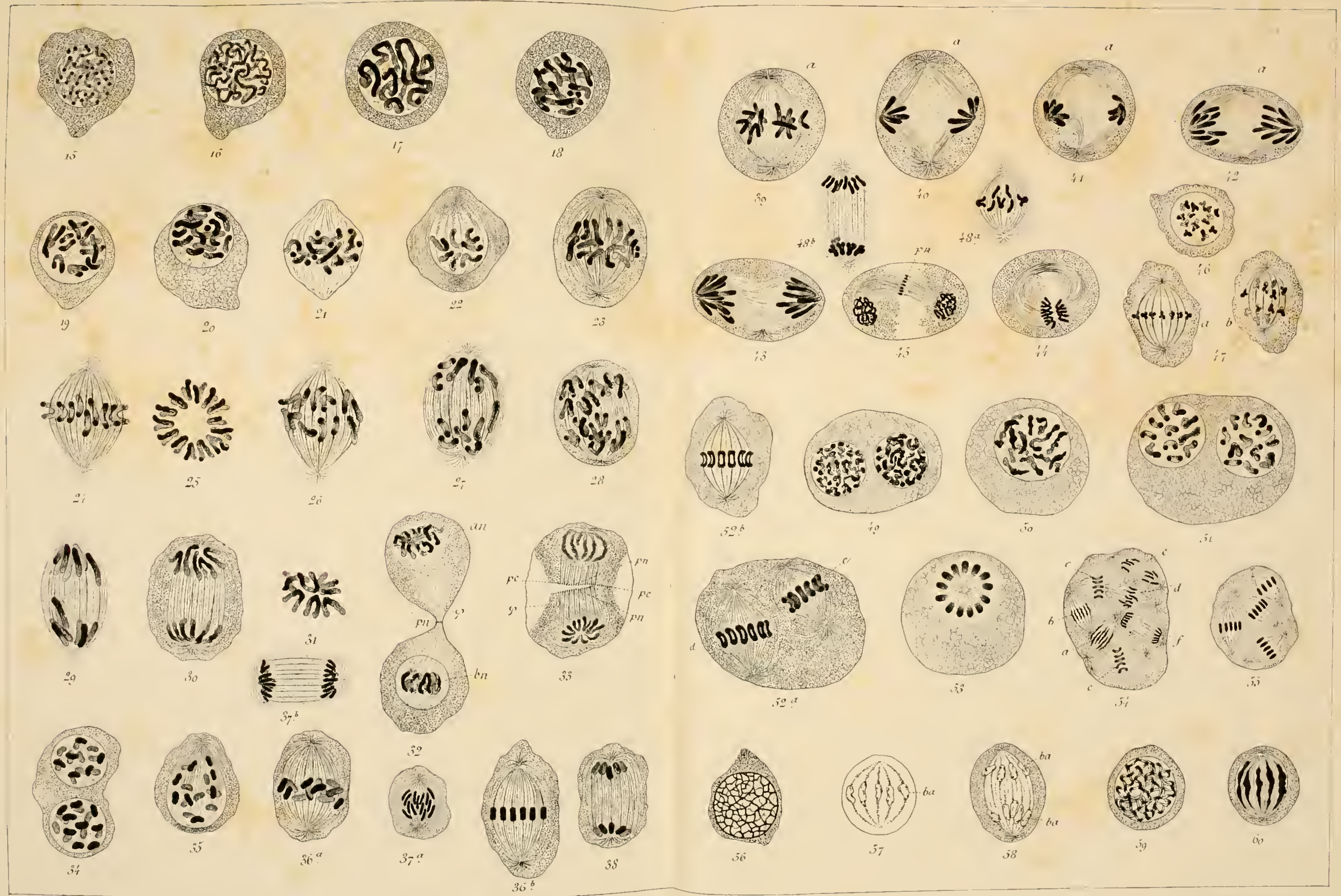
FIN



Lith. Dupont Louvain

Planche II.

Orthoptères. — Pseudonévroptères.



J. B. Carnoy et A. Meunier, ad nat. del.

Lith. Dumont, Louvain

Planche III

Névroptères. _ Lépidoptères. _ Hémiptères.

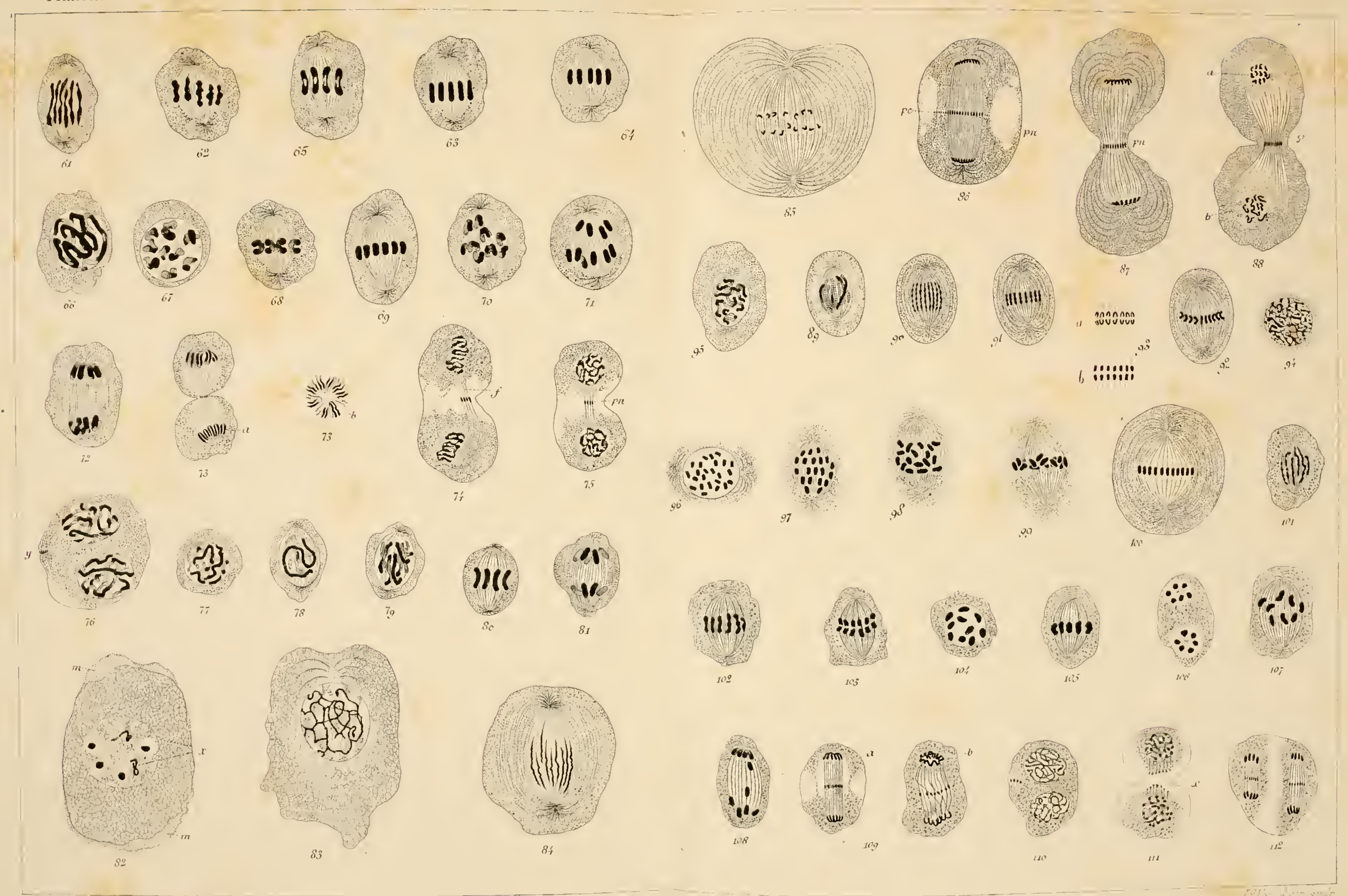


Planche IV.

Coléoptères. — Diptères.



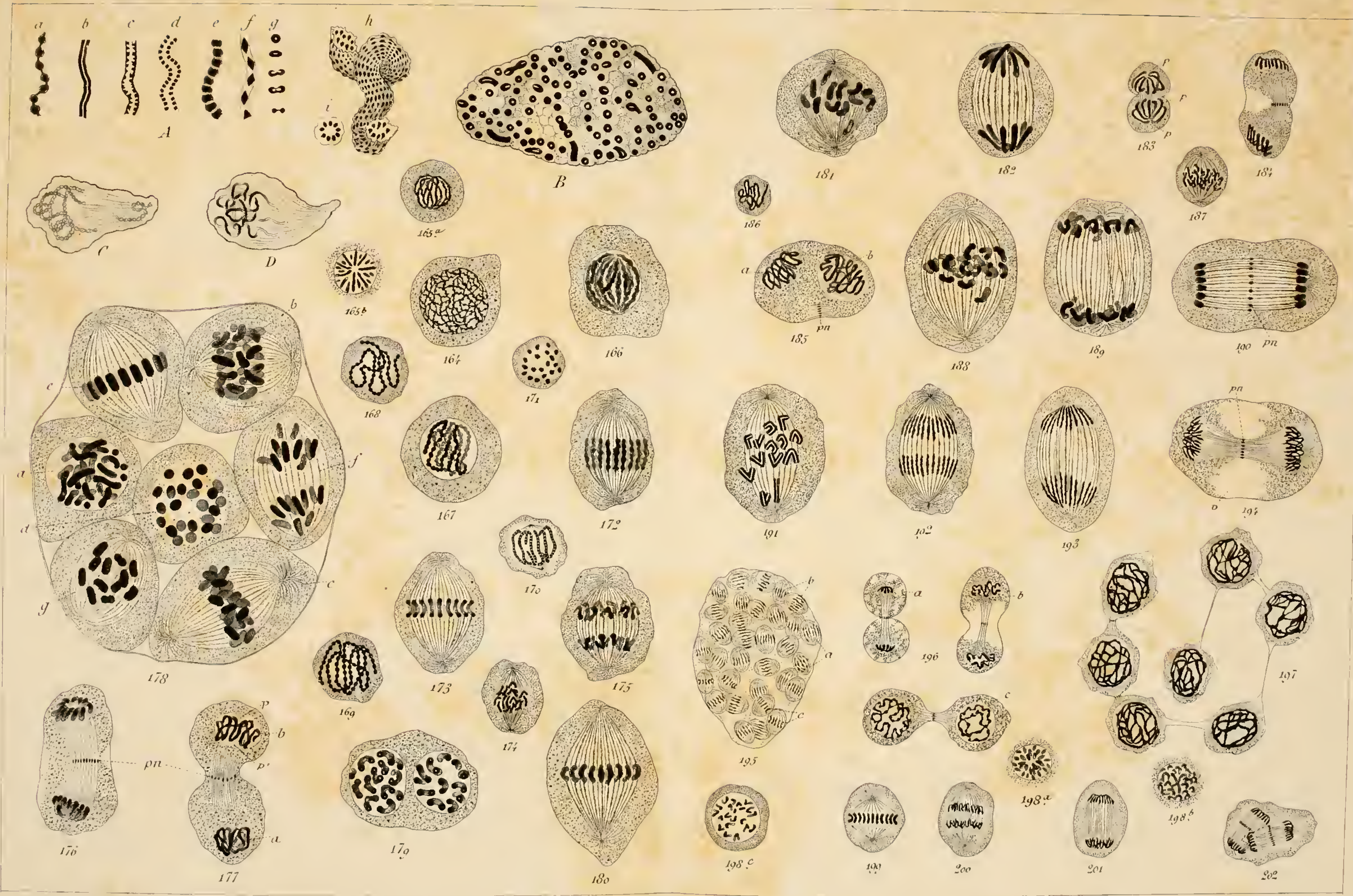
J.B. Carnoy et A. Meunier ad nat. del.

Lith. Dumont, Louvain.

L. Van Aken sculp.

Planche V

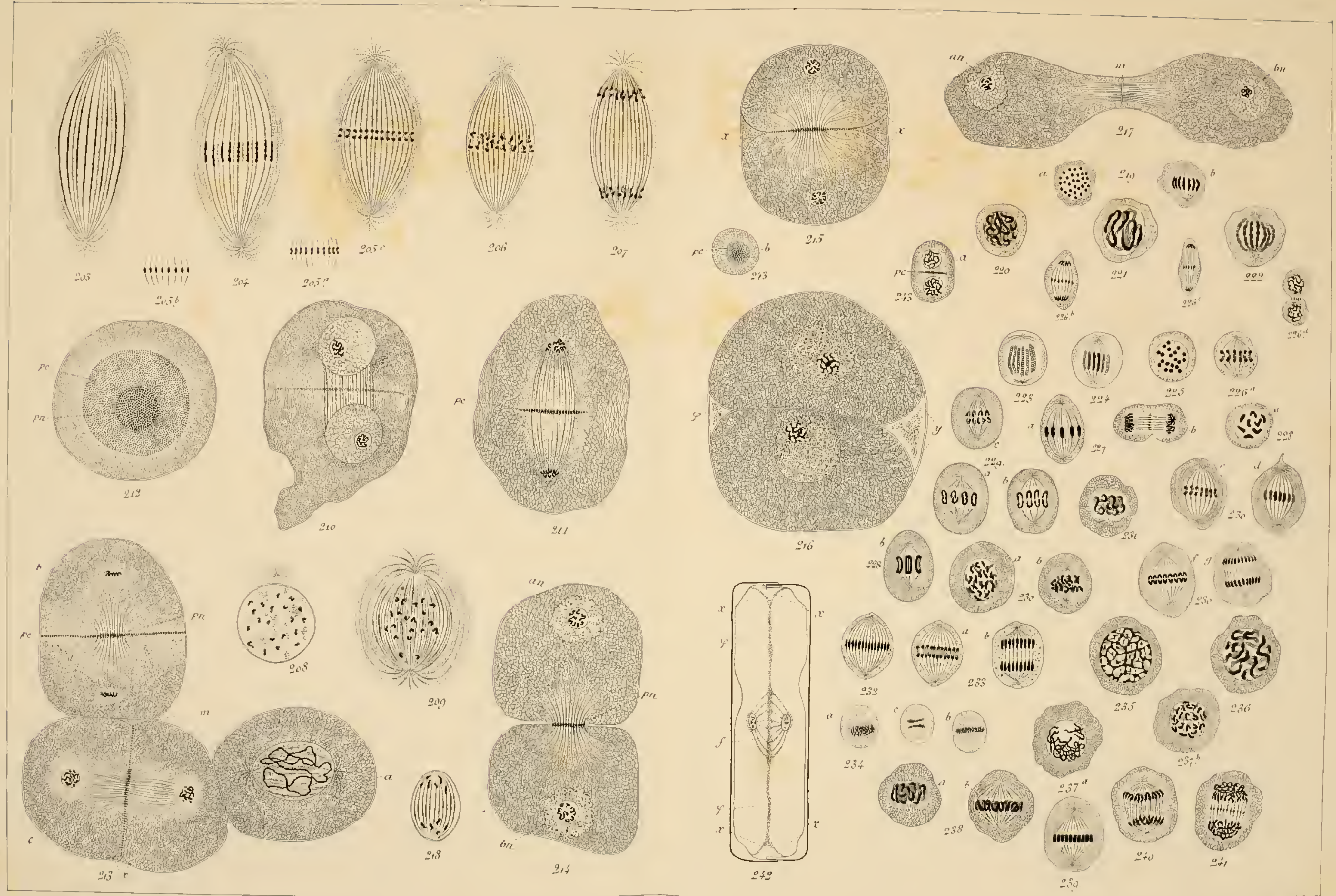
Arachnides.



B. Carnoy et A. Meunier ad nat. del. Lith. Dumont, Louvain. Is. Van Aker, sculp.

Planche VI

Myriapodes. — Crustacés.



J. B. C... et A. Meu... ad nat. del.

Lith. Dumont, Louvain.

Crustacés. — Cellules graisseuses.



J. B. Carnoy et A. Meunier ad nat. del. — Lith. Dumont, Louvain — Van Aken sculp.

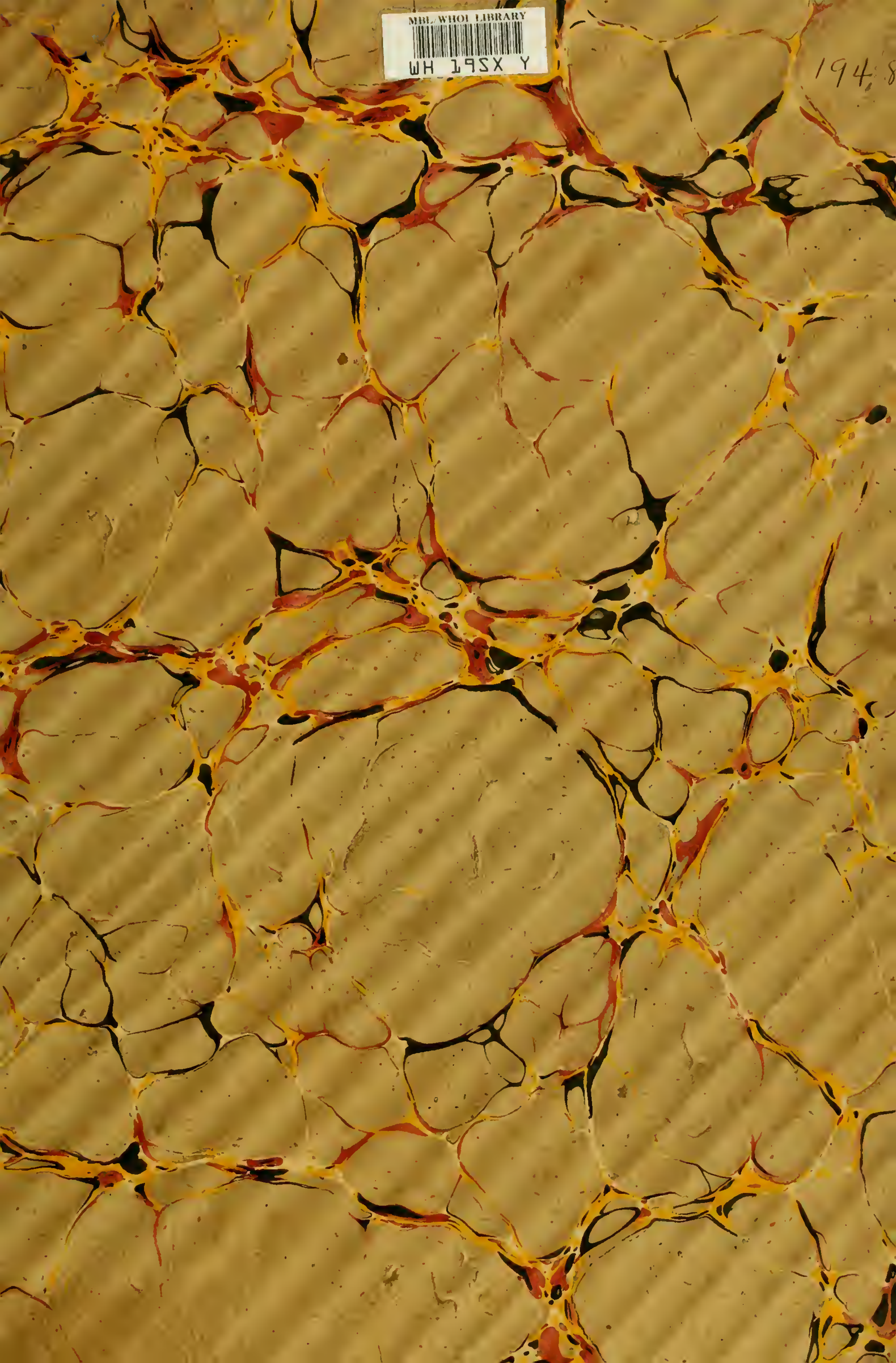
Planche VIII.

Bacillus Scolopendra.



Carnoy ad nat. del. — Lith. Dumont Louvain — A. Meunier sculp.




MBL/WHOI LIBRARY
WH 19SX Y
1948

